El origen de la Célula

Lynn Margulis

EDITORIAL REVERTÉ

El origen de la Célula

Lynn Margulis

Boston University

EDITORIAL
REVERTÉ

Barcelona · Bogotá · Buenos Aires · México

Título de la obra original:
Early Life

Edición original en lengua inglesa publicada por
Jones and Bartlett Publishers, Inc., 20 Park Plaza, Boston, Massachusetts 02116 U.S.A.

Copyright © by Jones and Bartlett Publishers, Inc., 20 Park Plaza, Boston, Massachusetts 02116 U.S.A.

Edición en español:
© Editorial Reverté, S. A., 2001

Edición en papel
ISBN: 978-84-291-1832-2 España
ISBN: 978-968-6708-34-9 México

Edición ebook (PDF)
ISBN: 978-84-291-9291-9

Versión española por
Cristina Enríquez de Salamanca
Licenciada en derecho
y
Carlos Pedrós Alió
Doctor de Ciencias Biológicas

Fotografía de la portada
Esporas de diferentes flores silvestres
Cedida por el Dr. Ronald Ferrera Cerrato
Profesor Investigador. Titular Sección Microbiología
Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas
Instituto de Recursos Naturales. México

Propiedad de:
EDITORIAL REVERTÉ, S. A. y **REVERTÉ EDICIONES, S. A DE C. V.**
Loreto, 13-15. Local B — Río Pánuco 141, Col. Cuauhtémoc
08029 Barcelona. ESPAÑA — C. P. 06500 México, D. F.
Tel: (34) 93 419 33 36 — Tel: (52) 55 5533-5658
reverte@reverte.com — reverte@reverte.com.mx
www.reverte.com — www.reverte.com

Reservados todos los derechos. La reproducción total o parcial de esta obra, por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático, y la distribución de ejemplares de ella mediante alquiler o préstamo públicos, queda rigurosamente prohibida sin la autorización escrita de los titulares del copyright, bajo las sanciones establecidas por las leyes.

1007

Dedicado a mis hijos,
Dorion, Jeremy, Zachary y Jenny, y a la memoria de
Elso S. Barghoorn (1916-1984)

Prefacio

Durante la mayor parte de la historia de la vida en nuestro planeta, el paisaje viviente semejó una desolada y remota playa en la que la mirada no pudiera descubrir ni rastro de animales o plantas. Solamente algunas manchas de color en los lodazales o las charcas costeras, algún bulto informe sobre las playas o los pantanos, darían algún indicio de los poco llamativos habitantes que pululaban por aquellos mares ancestrales. Aunque diminutos, estos primeros seres vivos demostraban ya una gran complejidad y originalidad. A través de su constante evolución desarrollaron muchas de las innovaciones que actualmente asociamos a animales y plantas: la reproducción, la depredación, el movimiento, la defensa propia, la sexualidad y tantas otras. Pero, es más, estos primeros pasos de la vida, representada por bacterias y comunidades en que aquéllas se agruparon con el tiempo, alteraron para siempre la superficie y la atmósfera de la Tierra. La historia de estos primeros pasos es lo que pretendo relatar en este libro. Confío en que a través de sus páginas, se adivine algo del entusiasmo que está generando en la comunidad científica la reconstrucción de la vida en sus comienzos, en sus primeros 3000 millones de años, mucho antes de que hiciera aparición el más simple de todos los animales y plantas.

Nos podemos preguntar si los filamentos perfectamente conformados, recientemente encontrados en la serie de Warrawoona, en el noroeste de Australia, son o no una evidencia real de la vida más antigua en este planeta. O si los fósiles hallados en la formación de Gunflint Iron, Ontario, demuestran o no que las bacterias fueran el factor determinante en la formación de los depósitos de hierro más importantes del mundo. Aquí no llegarán a resolverse tales cuestiones, pero se expondrán para satisfacer la curiosidad de los estudiantes, científicos y lectores interesados en los primeros estadios de la evolución y sus consecuencias. Este libro no exige del lector ninguna preparación científica, únicamente un vivo interés por la materia desarrollada.

El presente libro fue inspirado por Gerard Piel y Edward Immergut, de la revista *Scientific American*. A ellos debo la iniciativa y especialmente a Toni Gerber, que dedicó largas y provechosas horas al manuscrito en su fase inicial. Pero la deuda mayor es con Andrew Kudlacik, que llevó a cabo las tareas de edición con entusiasmo y profesionalidad. Trabajando en este libro, se convirtió en un serio estudioso de la microbiología. Fue él quién interpretó esotéricos esquemas metabólicos, convirtiéndolos en prosa y diagramas diáfanos. Agradezco también la ayuda prestada por Laurie Read, Michael Michaud, Lydia Stiver, Susan Lenk, Dorion Sagan y Elizabeth Thomson al preparar el manuscrito y también a mi editor, Arthur Bartlett por el inagotable estímulo que ha prestado a mi trabajo. Laszlo Meszoly, Julia Gecha y Linda Reeves embellecieron estas páginas con su trabajo artístico. Sin el trabajo de computadora de Jeremy Sagan no habría índice. Muchos estudiantes y colegas me suministraron información e ilustraciones. Los profesores E. S. Barghoorn y S. W. Awramik merecen una especial mención. Agradezco al Dr. Cedric I. Davern los comentarios sobre el manuscrito.

Parte de la investigación descrita en este libro fue financiada por el programa de Biología Planetaria del National Aeronautics and Space Administration (NASA) y parte por la Fundación Guggenheim University Graduate School al permitirme desarrollar ininterrumpidamente mi labor investigadora.

Lynn Margulis

Índice analítico

Capítulo 1	**Evolución y células**	1
	Dos tipos de células	2
	Reinos de organismos	5
	Fósiles vivientes	8
	Reconstruyendo el mundo antiguo	13
Capítulo 2	**La vida sin oxígeno**	**21**
	El comienzo de la vida	**23**
	Se inventa la fermentación	**30**
	Cadenas de transporte de electrones y anillos de porfirina	**35**
	Fotosíntesis	**40**
	Nuevos peligros	**43**
	La primera sexualidad	**45**
	Ecología sin oxígeno	**46**
Capítulo 3	**La vida con oxígeno**	51
	Los primeros productores de oxígeno	51
	La transformación de la atmósfera	55
	Estromatolitos	59
	Aprendiendo a respirar	61
	Un ambiente moderno	65

Capítulo 4 **Un nuevo tipo de células** 69
Los primeros eucariontes 69
Asociaciones biológicas 72
El núcleo 73
Las mitocondrias 76
Eucariontes sin mitocondrias 81
Plástidos 84
Undulipodios 89
Movimiento en el interior de las células 95

Capítulo 5 **La evolución del sexo** 99
Cromosomas y mitosis 100
El huso mitótico 105
Meiosis 107
La evolución de la meiosis 109

Capítulo 6 **La era moderna** 117
Clones, colonias y diferenciación 118
Las células de los organismos multicelulares 120

Glosario 127

Índice alfabético 133

Ilustraciones

Methanobacterium, una bacteria productora de metano (cara opuesta a la página 1).
Figura 1-1. Comparación entre células eucariótica y procariótica 3
Figura 1-2. Cuerpo fructífero multicelular de *Chondromyces apiculatus* 7
Figura 1-3. Diagrama de la replicación del DNA 9
Figura 1-4. Diagrama de la síntesis de proteínas 11
Figura 1-5. Molécula de trifosfato de adenosina 13
Figura 1-6. Cronología histórica de la Tierra 16

Thiocapsa, una bacteria roja del azufre, anaeróbica y fotosintética 20
Figura 2-1. Paisaje marino del período Cámbrico 25
Figura 2-2. Fondo marino ediacarense 26
Figura 2-3. Discontinuidad entre las rocas de período pre-Fanerozoico y el Fanerozoico en el Gran Cañón del Colorado 27
Figura 2-4. Límite inferior de las rocas cámbricas en el río Aldan, Siberia 28
Figura 2-5. Microfósiles en rocas de la formación Gunflint Iron 29
Figura 2-6. Microfósil de una roca hallada en North Pole, Australia Occidental 30
Figura 2-7. Diagrama de la glucólisis 32
Figura 2-8. Diagrama de la fijación biológica del nitrógeno 34
Figura 2-9. Diagrama de la reducción del sulfato por bacterias anaeróbicas 36
Figura 2-10. El grupo hemo de los citocromos 37
Figura 2-11. Modelo de citocromo *c* 38
Figura 2-12. Molécula de clorofila 39

Figura 2-13. Membranas tilacoides en una bacteria fotosintética roja del azufre 41
Figura 2-14. Diagrama de las rutas que siguen los electrones excitados por la luz en la fotosíntesis anaeróbica 42
Figura 2-15. Conjugación entre bacterias *E. coli* 46
Figura 2-16. Modelo de ciclos de elementos esenciales en un mundo sin oxígeno libre 48

Stigmatella, una bacteria multicelular 50
Figura 3-1. Tilacoides en una bacteria cocoidal 52
Figura 3-2. *Oscillatoria limnetica* 53
Figura 3-3. Diagrama de las rutas que siguen los electrones excitados por la luz en las cianobacterias y las plantas 55
Figura 3-4. Muestra de una formación de hierro bandeada 57
Figura 3-5. Sección transversal de estromatolitos antiguos 60
Figura 3-6. Estromatolitos modernos 61
Figura 3-7. Respiración aeróbica 63
Figura 3-8. Modelo de los ciclos de los elementos esenciales en un mundo con oxígeno libre 66

Un actinópodo 68
Figura 4-1. Célula de levadura con una mitocondria en división y tejido de maíz con un cloroplasto en división 70
Figura 4-2. Bacteria en división 74
Figura 4-3. Diagrama de la molécula de colesterol 75
Figura 4-4. Mitocondrias en una célula de rata 76
Figura 4-5. Mitocondria típica 78
Figura 4-6. Bacteria depredadora (*Bdellovidrio*) en el interior de una célula de otra especie bacteriana 79
Figura 4-7. Protista (*Trichonympha ampla*) cubierto de undulipodios 82
Figura 4-8. Bacterias que actúan como sustitutos de las mitocondrias en un protista (*Pyrsonympha*) 83
Figura 4-9. *Pelomyxa palustris*, una ameba que carece de mitocondrias 84
Figura 4-10. Aparato de Golgi 85
Figura 4-11. Plástidos en un protista dinoflagelado (*Symbiodinium microadriaticum*) 86
Figura 4-12. Alga marina tropical *Caulerpa floridana* 87
Figura 4-13. Secciones transversales de la cola de un espermatozoide de rata y de los cilios que recubren las células del oviducto de mono 90
Figura 4-14. Undulipodio de los eucariontes comparado con el flagelo de los procariontes 91
Figura 4-15. Una espiroqueta (*Treponema*) 92

Figura 4-16. Un ciliado (*Stentor coeruleus*) 94

Hipermastigota, protista del aparato digestivo de las termitas 98
Figura 5-1. Reproducción asexual en eucariontes 100
Figura 5-2. Comienzo de la división celular en una sección transversal del extremo apical de la raíz de cebolla 102
Figura 5-3. Diagrama de la mitosis en una célula con un número haploide de cromosomas 103
Figura 5-4. Estadios finales de la división celular en una sección transversal del ápice de raíz de cebolla 104
Figura 5-5. Centriolos 106
Figura 5-6. Diagrama de la meiosis en una célula con cuatro cromosomas 108
Figura 5-7. Cloroplasto de *Chlamydomonas*, un alga unicelular 112

Rhizopus, moho común del pan 116
Figura 6-1. Tres volvocales 119
Figura 6-2. *Trichoplax adhaerens* 121
Figura 6-3. Porción de una proteína moduladora del calcio 123

Fuentes de procedencia de las ilustraciones

Las figuras 1-1, 2-16, 3-8 y 4-14 se tomaron de *Symbiosis in Cell Evolution: Life and its Environment on the Early Earth* por Lynn Margulis, W. H. Freeman and Company. Copyright © 1981.

Las figuras 4-9 (derecha), 6-2 y 1-6 proceden de *Five Kingdoms: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth* por Lynn Margulis y Karlene V. Schwartz. W. H. Freeman and Company. Copyright © 1982.

La figura 1-2, de Wireman, J. W. and Dworkin, M. *Morphogenesis and Developmental Interactions in Myxobacteria*, Science, Vol. 189, 14 de Agosto de 1975, pp. 516-523. Copyright 1975 por la American Association for the Advancement of Science.

La figura 3-2 reproducida con autorización de *Nature*, (5526), pp. 489-492. Copyright © 1975, Mcmillan Journals Limited.

La figura 4-1 (arriba) reproducida con autorización del *Current Topics in Cellular Regulation*, Vol 2, A. W. Linnane, *The Biogenesis of Mitochondria* pp. 101-172. New York: Academic Press, Inc., 1970.

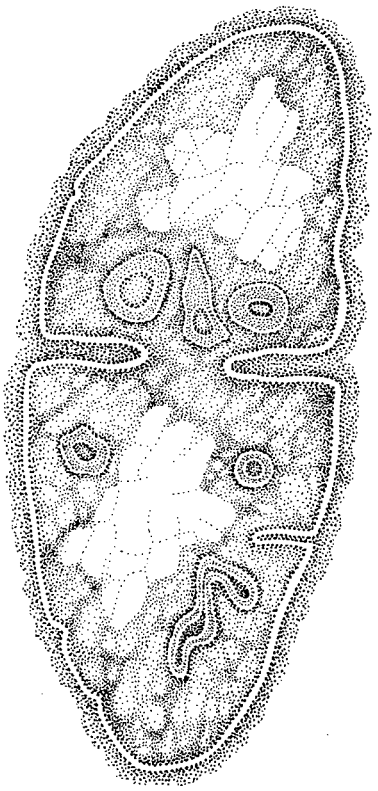
La figura 4-1 (abajo) reproducida con autorización del *Journal of Experimental Botany*, Vol. 32, No. 127, (1981), pp. 311-320.

La figura 4-9 (izquierda) reproducida con autorización de E. W. Daniels *The Biology of the Amoeba*, capítulo 5 "Ultrastructure". New York: Academic Press Inc., 1972.

La figura 4-16 reproducida con autorización de "Oral regeneration in the ciliate *Stentor coeruleus*: a scanning and transmission electron optical study." por Paulin, J. J. y Busey, J., *The Journal of Protoozology*, Vol 18, pp. 201-213, 1971.

CAPÍTULO 1

Evolución y células



La Tierra ha contado con una superficie sólida de rocas durante unos cuatro mil millones de años. Los fósiles más antiguos, esferas microscópicas aisladas parecidas a las bacterias modernas, tienen aproximadamente 3500 millones de años. Sin embargo, hasta hace unos quinientos millones de años ni un solo organismo multicelular animal o vegetal vivió sobre la Tierra. Por esa época aparecieron animales marinos a lo largo de las costas de todo el mundo, según demuestran los registros fósiles encontrados. De esos animales y de las algas que les sirvieron de alimento descienden muchas formas de vida. Desde entonces, la vida reptó hacia la superficie de la tierra, aparecieron las plantas con flores para convertirse en la vegetación dominante y aparecieron todos los insectos, peces y reptiles, aves y mamíferos. La historia del ser humano, comparada con lo que sucedió anteriormente, es sólo un instante —los primeros restos del hombre moderno, los del *Homo sapiens* actual, aparecen en el registro fósil hace sólo unos 35000 años.

¿Experimenta la evolución una aceleración constante? ¿Por qué se tardó tres mil millones de años en evolucionar desde la célula más sencilla hasta el organismo multicelular más grande? El tema del presente libro es la historia de este prolongado intervalo en la evolución; un relato de la evolución de las primeras células. Estos organismos inventaron las estrategias químicas y biológicas que hicieron posible la existencia de las más intrincadas formas de vida. Durante aquellos primeros 3000 millones de años, la célula experimentó un profundo desarrollo evolutivo; estaba dedicada, casi literalmente, a desarrollar sus estructuras funcionales. En el momento en el que aparecieron las algas marinas y los animales, los microorganismos ya habían desarrollado todas las adaptaciones biológicas importantes: diversas estrategias para la transformación de energía y alimentación, movimiento, sensibilidad, sexo e incluso cooperación y competencia. De hecho, habían inventado casi todo lo existente en el moderno repertorio de la vida excepto, quizás, el lenguaje y la música.

Hasta hace muy poco, la mayoría de los esfuerzos para reconstruir las formas a través de las cuales se desarrollaron los organismos se centraron en los animales y plantas. El hecho de que los microorganismos, que aunque más simples son más abundantes, sean también el resultado de un largo proceso evolutivo, es un hallazgo nuevo, basado en los recientes descubrimientos en diferentes campos, incluidos los de la microbiología, la bioquímica y la geología. Quizás los descubrimientos

más importantes hayan sido realizados con el microscopio electrónico que, al utilizar un haz de electrones en vez de un rayo de luz, puede alcanzar hasta 500 000 aumentos. Organismos que se creían similares han resultado ser sorprendentemente diferentes; por el contrario, entre estructuras y organismos que se creían totalmente distintos se han hallado multitud de similitudes. El conocimiento detallado de la estructura de las células ha arrojado luz sobre sus relaciones evolutivas.

Gran parte de las pruebas de la historia de la evolución se han obtenido al estudiar los organismos existentes hoy en día. Por fortuna para los que trabajan en este campo, las innovaciones que tienen éxito se perpetúan; una vez que un determinado modelo de crecimiento y metabolismo complejo aparece y prospera, tiende a persistir. Las minúsculas bacterias han alcanzado una adaptación óptima a nichos tan antiguos y persistentes como son las costas rocosas, fangales, lechos fluviales y salinas. Al estudiar los tipos de metabolismos, los intercambios de gases y la conducta de estas células tan ubícuas, los investigadores han empezado a componer un cuadro que indica cómo fueron sus antepasados más remotos.

Dos tipos de células

Las células de los organismos grandes, tales como las plantas y los animales, son por regla general mayores que las células bacterianas. Se diferencian también en otros aspectos fundamentales. Las células de las plantas y de los animales contienen siempre orgánulos, órganos intracelulares claramente distinguibles de sus entornos intracelulares. El núcleo es un orgánulo que todas poseen; está separado del resto de la célula por una membrana y contiene el material genético, ácido desoxirribonucleico (DNA) así como grandes moléculas de proteínas esenciales y ácido ribonucleico (RNA). Por definición, una célula cuyo DNA está contenido en un núcleo rodeado por una membrana, es eucariótica. El mundo de los seres vivos puede dividirse sin ambigüedades en eucariontes y procariontes (células que carecen de núcleo). Las formas de vida mayores y más elaboradas se componen de células eucarióticas (que poseen núcleo "verdadero") mientras que las bacterias y sus parientes microbianos están compuestas por células procarióticas (pre-nucleadas, véase la Figura 1-1).

En las células eucarióticas, el DNA está fuertemente enrollado con proteínas formando los cromosomas, estructuras alargadas que se encuentran en el interior del núcleo. El DNA de los procariontes en cambio, es una sola molécula, larga y circular, que flota libremente en el interior de la célula. Con muy pocas excepciones, todas las células eucarióticas contienen mitocondrias, orgánulos rodeados por una membrana en los cuales se utiliza el oxígeno para "quemar" las moléculas de alimento, aportando así la energía necesaria para realizar el resto de las actividades de la célula. Otro orgánulo que genera energía es el cloroplasto, otra unidad rodeada por una membrana que contiene clorofila. Las células de las plantas verdes y de las algas contienen como mínimo un cloroplasto y hasta cientos e incluso millones de ellos. En los cloroplastos se realiza la fotosíntesis, proceso a través del

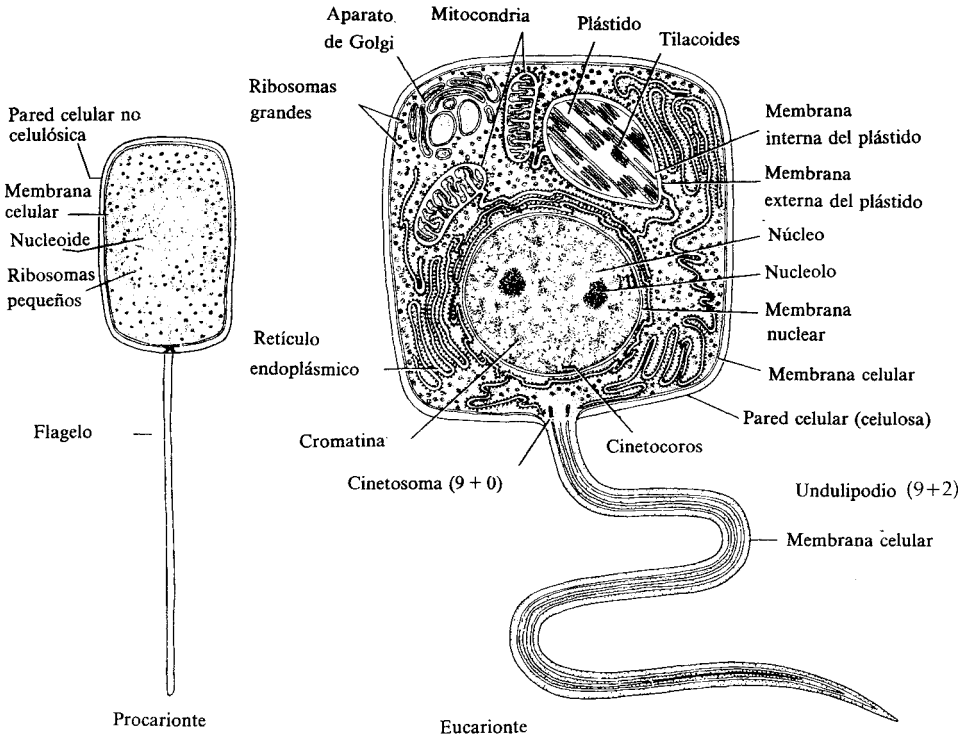


Figura 1-1. Comparación entre células eucariótica y procariótica tal como aparecerían bajo el microscopio electrónico de transmisión. En los sucesivos capítulos se describirá la mayoría de estos orgánulos así como otras estructuras. No todas las células eucarióticas poseen todas y cada una de las características señaladas. Por ejemplo, las células de animales y hongos no tienen plástidos, que, sin embargo, están presentes en todos los organismos fotosintetizadores eucarióticos. Pocas células vegetales y ninguna célula de hongo tiene undulipodios.

La cromatina es un complejo de DNA y proteínas, la mayor parte del tiempo extendido en todo el núcleo celular. La cromatina se condensa en cuerpos cilíndricos —los cromosomas— conforme la célula se prepara para la división y, en muchas el núcleo desaparece.

En los eucariontes, el retículo endoplasmático es una red intrincada de membranas que se extiende a través de la mayor parte del citoplasma, la parte celular fuera del núcleo. Éste conecta la membrana nuclear con la membrana externa de plástidos y mitocondrias. Gran parte está cubierto por ribosomas, pequeños cuerpos que traducen las instrucciones genéticas del núcleo en proteínas específicas (véase la Figura 1-4). [Dibujos de Laszlo Meszoly.]

cual las células transforman la energía solar en energía química. En los procariontes, el consumo de moléculas de alimento y la fotosíntesis no están recluidos en orgánulos separados por membranas, sino que tienen lugar en membranas distribuidas por toda la célula.

Las células eucarióticas móviles tienen en la membrana externa estructuras cortas, semejantes a pelos (cilios) o estructuras más largas, como látigos (flagelos). Tanto los cilios como los flagelos* están hechos de haces de pequeños microtúbulos huecos dispuestos según un esquema muy complejo. Al agitar los cilios o flagelos, la célula puede, o bien moverse, o bien arrastrar partículas y fluidos que circulan a su alrededor si se trata de una célula fija. Entre las células procarióticas, las estructuras análogas, también llamadas flagelos, son mucho más pequeñas y más sencillas, —son unicatenarias. Otros componentes exclusivos de las células eucarióticas son los centriolos, pequeños cuerpos semejantes a puntos que aparecen durante la división celular; las vacuolas, espacios rodeados por membranas que toman parte en la regulación osmótica; los lisosomas, pequeñas bolsas llenas de sustancias químicas que rompen las partículas de comida durante la digestión intracelular y aparatos de Golgi, grupos de sacos de membranas aplanados que empaquetan y transportan los productos sintetizados por células especializadas. Estos últimos están especialmente desarrollados en las células que producen conchas duras, esqueletos o secreciones glandulares tales como los jugos digestivos.

La vida más primitiva sobre la Tierra sólo estaba formada por células procarióticas sencillas. Los organismos compuestos por células eucarióticas no aparecieron en escena hasta mucho más tarde. El momento exacto en que se produjo esta novedad es un tema muy debatido. Las células eucarióticas podrían tener más de dos mil millones de años; pero no pueden tener menos de setecientos millones de años: por ese tiempo, animales marinos compuestos por tales células se distribuían a lo largo de muchas costas. ¿Cómo surgieron las células eucarióticas? La secuencia de eventos que une a los antepasados procarióticos con sus descendientes eucarióticos es materia ampliamente debatida sobre la que se han formulado diferentes hipótesis, materia de muchas investigaciones de laboratorio. La teoría que yo apoyo sostiene que ciertos orgánulos de las células eucarióticas se originaron por simbiosis.

La simbiosis puede ser definida como la coexistencia íntima entre dos o más organismos de diferentes especies, llamados simbiontes. De acuerdo con la teoría de la simbiosis del origen de las células eucarióticas, los que antes eran microorganismos independientes se reunieron como células hospedadora y hospedada primero por casualidad y después por necesidad. En un momento no determinado, las células hospedadas se convirtieron en orgánulos de un nuevo tipo de células. Esta secuencia de acontecimientos aparece en las relaciones simbióticas entre muchas formas modernas de vida. Muchos organismos viven en el interior de, o adheridos a, otros organismos. La simbiosis hereditaria, aquélla en la cual los miembros permanecen juntos a lo largo de todo su ciclo vital, es de una frecuencia sorprendente.

*Denominados undulipodios. (Véase la pág. 89.)

En algunos casos, uno de los dos miembros puede producir su propio alimento mediante fotosíntesis, pero el otro no puede hacerlo. Los organismos del primer tipo, capaces de capturar la energía solar directamente y de usarla para sintetizar los elementos necesarios para su propio crecimiento y reproducción se denominan autótrofos (que se alimentan a sí mismos, del griego trophe, alimentación). Los organismos del segundo tipo se denominan heterótrofos (que se alimentan de otros).

Los líquenes son el ejemplo más corriente de una relación simbiótica. Son organismos aplanados, rugosos, parecidos a plantas que pueden sobrevivir en ambientes con alternancia de humedad y sequía y a bajísimas temperaturas; los líquenes constituyen relaciones simbióticas entre algas (autótrofas) y hongos (heterótrofos). Las células de las algas están rodeadas por las células filamentosas y resistentes del hongo, que protegen al alga de la dureza del medio ambiente. Las algas, que cuando viven independientemente han de hacerlo en el agua, producen el alimento a través de la fotosíntesis para sí mismas y para los hongos simbiontes.

Ciertas bacterias que habitan en el lodo del fondo de los lagos pueden entrar también en simbiosis. Una bacteria de mayor tamaño que pueda nadar se unirá con otras más pequeñas e inmóviles, que produzcan sus propios nutrientes a partir de la fotosíntesis. Este consorcio de bacterias nada, entonces, como una sola unidad que posee las capacidades de ambos miembros*. También los arrecifes de coral dependen de la asociación entre los diminutos celenterados (corales, medusas, anémonas de mar) y sus simbiontes, corrientemente dinoflagelados unicelulares del género *Symbiodinium*. Los dinoflagelados, que viven dentro de las células de sus hospedadores, fotosintetizan el alimento que mantiene prósperas las poblaciones de los arrecifes, rodeados por aguas pobres en nutrientes.

Casi todos los grupos de organismos poseen miembros que han formado alguna estrecha asociación, bien sea para la alimentación, la limpieza o la protección. La fisiología y los modelos de herencia de las simbiosis modernas aportan analogías para la evaluación de la hipótesis de que los orgánulos celulares surgieron a través de simbiosis. En el capítulo cuarto analizaré detalladamente esta hipótesis.

Reinos de organismos

Tradicionalmente los biólogos situaban todos los organismos, bien en el reino animal, bien en el reino vegetal; esta división se basa en la diferencia más llamativa entre los seres vivientes, esto es si se desplazan y buscan el alimento o si, por el contrario, permanecen inmóviles y derivan su alimento directamente de la luz del sol. Por supuesto, los animales pertenecen a la primera categoría y los vegetales a la segunda. Sin embargo, al menos desde la mitad del siglo diecinueve, se conocen organismos que son difíciles de clasificar en uno u otro reino. Los euglénidos por ejemplo, son organismos microscópicos móviles que habitan normalmente en aguas

*Los simbiontes no han sido identificados todavía. El consorcio, llamado *Pelochromatium*, se nombra como si fuera un único organismo, caso semejante al de los líquenes.

dulces. Como son capaces de nadar y de ingerir alimentos sólidos, uno se inclinaría a pensar que habría que situarlos en el reino animal. Sin embargo, también contienen cloroplastos de color verde brillante y producen comida mediante fotosíntesis, igual que las plantas. La necesidad de colocar forzadamente a estos organismos en el reino animal o vegetal ha incomodado a varias generaciones de biólogos.

Ocasionalmente se han propuesto soluciones para este conflicto, como crear nuevos reinos donde situar a estos organismos problemáticos. Pero hasta hace muy poco, tales propuestas se tomaban, si es que siquiera se las tenía en cuenta, como pasatiempos de excéntricos. No fue hasta hace más o menos veinte años cuando los biólogos comprendieron que la división más importante en el mundo vivo no es la que hay entre plantas y animales, sino la que existe entre procariontes y eucariontes. Este descubrimiento ha contribuido a hacer más respetables los esquemas de más de dos reinos. El sistema de cinco reinos propuesto en 1959 por R. H. Whittaker, de la Cornell University, ha sido el más ampliamente aceptado. (Véase la Tabla 1-1.)

Tabla 1.1. Clasificación de varios organismos según el sistema tradicional y de acuerdo con el sistema de cinco reinos de Whittaker.

Organismo	Sistema tradicional	Sistema de Wittaker
Escherichia coli (bacteria intestinal)	Vegetal	Monera
Euglena	Vegetal	Protoctista
Macrocystis pyrifera (alga gigante)	Vegetal	Protoctista
Saccharomyces cerevisia (levadura de la cerveza)	Vegetal	Hongos
Allium sativum (ajo)	Vegetal	Vegetal
Anopheles quadrimaculatus (mosquito de la malaria)	Animal	Animal

En este esquema, el reino Monera contiene a todos los procariontes —las bacterias y sus parientes. Aunque muchos miembros de este reino son sorprendentemente complejos, todos son microorganismos y normalmente se necesita un microscopio de gran potencia para poder apreciarlos en detalle. Los cuatro reinos restantes son todos eucarióticos: protoctistas, vegetales, animales y hongos.* Los protoctistas comprenden todos los organismos eucarióticos unicelulares (llamados protistas) y sus parientes próximos multicelulares. Algunos protoctistas son parecidos a las plantas, como por ejemplo, las euglenas, los dinoflagelados (organismos unicelulares, algunas de cuyas especies causan mareas rojas) y algas pardas como las la-

*Utilizamos el esquema de Whittaker de cinco reinos algo modificado.

minarias gigantes. Otros protoctistas forman extensas capas gelatinosas sobre tocones en putrefacción (ciertos mohos mucosos) o manchas en los peces (mohos del agua). La mayoría de los ciliados son formas acuáticas libres, pero algunos pueden vivir en el rumen de los bóvidos, donde pueden participar en la digestión de la hierba.

Existe la creencia general de que la multicelularidad es una característica específica de los organismos eucarióticos. De hecho, se encuentran organismos multicelulares en cada uno de los cinco reinos, incluido el Monera (véase la Figura 1-2). Lo que distingue los sistemas multicelulares de los animales y plantas de los sistemas de sus antecesores microbianos es la complejidad de las conexiones entre sus células. Las conexiones celulares muy elaboradas son frecuentes sobre todo entre los animales. Parece que la formación de estas conexiones fue un prerrequisito para que se produjera la diferenciación celular: el desarrollo de los tejidos, órganos y sistemas de órganos que caracterizan a los grandes organismos.

Figura 1-2. Cuerpo fructífero de la mixobacteria pluricelular *Chondromyces apiculatus*. Las mixobacterias son las únicas entre los procariontes que forman estas estructuras. En el estado vegetativo las mixobacterias viven formando enjambres de células libres. Este tipo particular de células se desliza reptando sobre superficies sólidas en contacto unas con otras. Se alimentan de otras bacterias y se reproducen por división celular. Cuando el alimento escasea, las células de un enjambre se reunen en varias aglomeraciones. De cada uno de estos grupos crece un tallo, coronado por un grupo de cápsulas que contienen las células en reposo. Al romperse las cápsulas, las células se desparraman por el aire y algunas alcanzan zonas con muchos nutrientes donde el ciclo vuelve a comenzar. En algunas especies los cuerpos fructíferos contienen más de mil millones de células y pueden verse con lupas. (Cortesía de Martin Dworkin, de la Universidad de Minnesota, Minneapolis.)

Fósiles vivientes

Aunque son escasas las pruebas extraídas directamente del registro fósil, existen otras huellas de los tiempos pasados. Por ejemplo, el hecho de que casi todos los insectos tengan seis patas y esqueleto externo duro hace suponer que los antepasados comunes de todos los insectos también tuvieron estas características. De forma semejante, como los perros, los gatos, los pandas, los chimpancés e incluso los seres humanos tienen cuatro extremidades con cinco dedos en cada mano o zarpa, se puede deducir que estos mamíferos tuvieron antepasados comunes con cuatro patas y cinco dedos en cada una. A través de deducciones semejantes, ¿podríamos reconstruir el antecesor de todas las formas vivientes en el planeta Tierra? Algunas características heredadas, propias de ciertos grupos, como el esqueleto duro o la propiedad de tener cuatro extremidades, se consideran secundariamente derivadas. No son necesarias para todas las formas de vida, son productos de la evolución que aparecieron después del origen mismo de la vida. En cambio, las características realmente universales han de ser las más primitivas.

Las características universales se encuentran en el nivel bioquímico. Todas las células generan energía, ya sea de la luz del sol o de las moléculas de alimento ricas en energía. Todas producen la molécula de alta energía trifosfato de adenosina (ATP), necesaria para las reacciones que requieren altas dosis de energía. Todas contienen sistemas de replicación basados en las moléculas DNA y RNA, sin los cuales ni la reproducción ni el crecimiento serían posibles. La universalidad de estas moléculas en todos los organismos vivos nos dice que todas las formas de vida sobre la Tierra tienen un origen común. Por supuesto, la vida actual en la Tierra pudiera tener antepasados con características moleculares muy diferentes de las que ahora poseen, y muchas formas pueden haberse extinguido antes de originarse la reconocible línea de organismos a la que toda la vida pertenece. Pero si alguna vez existió una clase de vida construida sobre principios químicos diferentes de los que ahora gobiernan la existencia, desapareció sin dejar rastro. Por consiguiente, sólo se puede retroceder hasta los antepasados que contenían la maquinaria de duplicación basada en la química del DNA/RNA, presente en todos los animales y plantas modernos y en las otras clases de vida conocidas.

La replicación exacta de las moléculas de DNA es crucial para la reproducción de los organismos. Asegura que el elefante sólo dé a luz elefantes y que los arces originen sólo arces. La replicación del DNA, modificada por la mutación y la selección natural, explica también cómo es posible que ahora vivan elefantes y arces en un planeta que una vez estuvo poblado únicamente por microbios. La importancia del DNA en la reproducción y el crecimiento de las células reside en la información contenida en los genes, secciones lineales de las moléculas de DNA. Los genes transportan la información requerida para la fiel reproducción de las células.

Las moléculas de DNA son polímeros, largas cadenas de unidades idénticas llamadas nucleótidos. Cada nucleótido está formado por un grupo fosfato, una mo-

lécula de azúcar, (desoxirribosa) y una base orgánica nitrogenada (véase la Figura 1-3). Las moléculas de DNA pueden ser muy grandes, hasta contener millones de nucleótidos. Existen sin embargo sólo cuatro nucleótidos diferentes y se diferencian únicamente en las bases orgánicas: adenina, guanina, citosina y timina. Las moléculas de RNA son por regla general mucho más cortas que las de DNA; son también polímeros de nucleótidos, pero el azúcar es la ribosa en vez de la desoxirribosa y el uracilo sustituye a la timina.

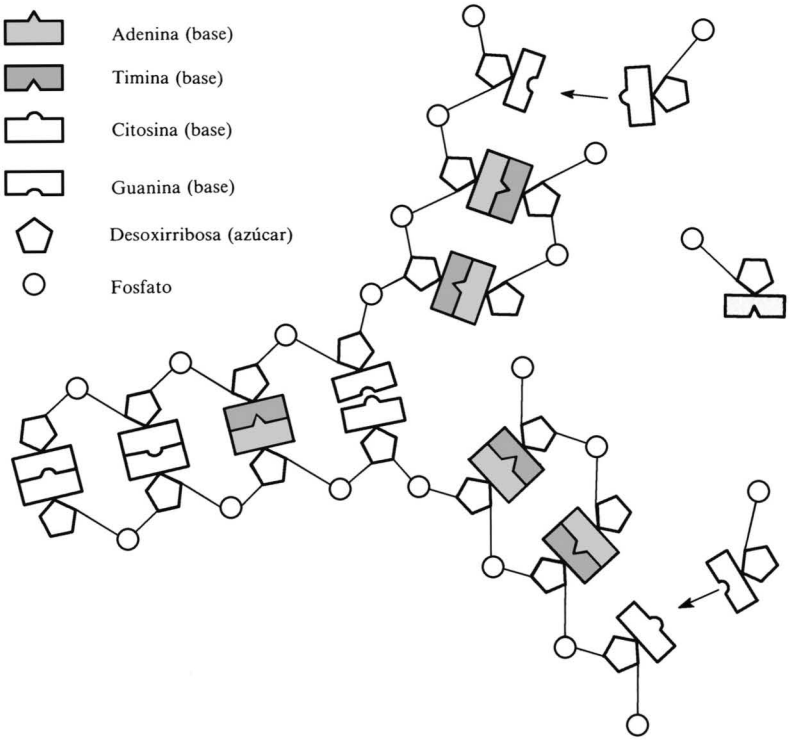


Figura 1-3. Representación esquemática de la replicación del DNA. El DNA es una molécula formada por dos cadenas cuyas secuencias de nucleótidos son complementarias entre sí. Debido a su tamaño y a sus propiedades químicas, la adenina se coloca siempre frente a la timina y la guanina frente a la citosina. La doble cadena no es, en realidad plana y recta como aparece en la figura, sino que está enrollada en forma de hélice. En la replicación, la hélice se desenrolla y las cadenas se separan. Los nucleótidos procedentes del medio se adhieren a sus complementarios en cada una de las cadenas, construyendo gradualmente dos dobles cadenas idénticas a la original.

La secuencia precisa de bases a lo largo de un fragmento de DNA es lo que constituye la información genética. La función clave de esta información es especificar la composición de las proteínas. Más que ninguna otra molécula, las proteínas hacen que un organismo sea lo que es. Algunas son estructurales; el colágeno, por ejemplo, fortalece la piel y los huesos. Los movimientos coordinados de otras proteínas refuerzan la contracción muscular. Algunas proteínas son transportadoras; la hemoglobina, por ejemplo, transporta oxígeno desde los pulmones a todos los tejidos del cuerpo y devuelve a los pulmones los desechos de gas (dióxido de carbono). Pero quizás lo más importante para todos los organismos de los reinos vivientes es el papel que las proteínas juegan como enzimas o catalizadores biológicos. Sin enzimas muchas reacciones biológicas esenciales se producen lentamente, algunas tan despacio que prácticamente es como si no tuvieran lugar.

Al igual que el DNA y el RNA, las proteínas son polímeros, cadenas de pequeñas unidades. En las proteínas, las unidades son aminoácidos, pequeños compuestos orgánicos nitrogenados. Las proteínas de todos los organismos conocidos en la Tierra están construidas únicamente con unos veinte aminoácidos distintos, enlazados en cadenas que van de unas pocas docenas a varios centenares de unidades. Una proteína está formada por una o más cadenas de aminoácidos enrollada y plegada en una forma que determina su función. Esta forma está determinada principalmente por la propia secuencia de aminoácidos, aunque puede influir también la presencia de otras moléculas. Todas las células vivas sintetizan cada cadena uniendo aminoácidos en un orden preciso determinado por sus propios genes (véase Figura 1-4). El código para traducir la secuencia de bases en el DNA a la secuencia de aminoácidos en una proteína es casi universal; una secuencia de bases determinada se traducirá en la misma secuencia de aminoácidos en la mayoría de los casos.

El copiado exacto del DNA de padres a hijos, aunque esencial para el desarrollo individual, no es suficiente para permitir los cambios evolutivos; tiene que existir una fuente de variación. Si la copia fuera siempre fiel, las células descendientes serían siempre duplicados exactos de las células paternas. Y en este caso, si las condiciones ambientales se modificaran tanto que el tipo paterno no fuera apropiado para hacer más copias de sí mismo, el sistema vivo y replicador desaparecería. Entre organismos con sexualidad (con dos progenitores), la variación proviene fundamentalmente de la recombinación del material genético, dado que el descendiente recibe la mitad de los genes de cada progenitor. En el capítulo quinto describiré la evolución de las estrategias sexuales entre los eucariontes más primitivos. Entre los procariontes asexuados, sin embargo, las variaciones son normalmente el resultado de mutaciones, cambios en la secuencia de las bases de la molécula de DNA.

Las mutaciones surgen por un error en el proceso de copiado —sustitución de una base por otra o la deleción de una o más bases, frecuentemente como resultado del daño inflingido a la molécula de DNA por rayos X, radiación ultravioleta o determinados productos químicos. La mayoría de las mutaciones son dañinas y representan la muerte o la reducción de la capacidad reproductiva del individuo que

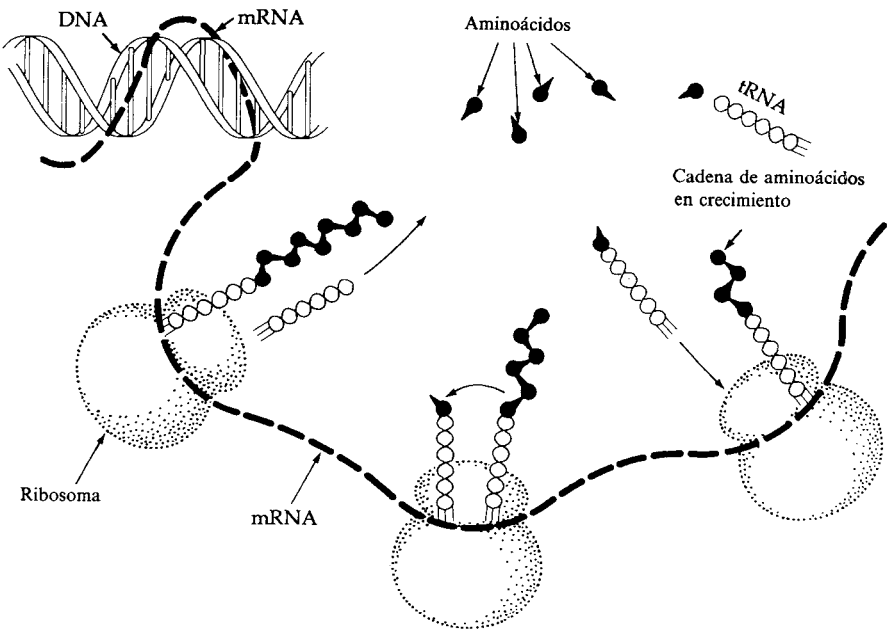


Figura 1-4. Representación esquemática de la síntesis de proteínas en el interior de una célula. Primeramente un fragmento de DNA produce una cadena sencilla complementaria de RNA mensajero (mRNA) a través de un proceso similar al de la replicación del DNA (véase la Figura 1-3). Los aminoácidos se unen, entonces, en cadenas en los ribosomas, cuerpos constituidos por rRNA (RNA ribosómico) y proteínas. Un ribosoma se adhiere al extremo libre de una cadena de mRNA y comienza a moverse a lo largo de la misma. El ribosoma va "leyendo" la cadena de mRNA de tres en tres nucleótidos (cada triplete codifica una molécula de aminoácido) y enlaza el aminoácido indicado a una cadena de ellos que va creciendo. Los aminoácidos son transportados a los ribosomas por medio de moléculas de tRNA (RNA de transferencia). Existe una molécula de tRNA para cada uno de los veinte diferentes aminoácidos que componen las proteínas.

transporta la mutación. Sin embargo, ocasionalmente se producen mutaciones beneficiosas y entonces, dichas alteraciones se mantendrán y serán copiadas.

Desde el punto de vista evolutivo, no son los individuos sino las poblaciones las que cambian. O bien se adaptan a condiciones variables o dejan cada vez menos copias y finalmente desaparecen. No hay suficiente espacio en la superficie de la Tierra, ni hay recursos suficientes para que todos los descendientes sobrevivan y se reproduzcan. Los organismos mejor adaptados para la supervivencia y la reproduc-

ción en un tiempo y lugar dados dejarán más descendencia. Y así, ciertos genes, los de los supervivientes, se transfieren, mientras que otros genes se pierden. Estas leyes inexorables funcionan para producir todas las formas de vida, tanto para los animales y plantas modernos como para las más antiguas poblaciones de microorganismos.

Tanto para la reproducción como para el crecimiento y demás procesos necesarios para la vida, los organismos necesitan energía, que los heterótrofos derivan de los alimentos. La transformación química de los alimentos en energía se produce en el interior de la célula. Una molécula alimenticia se rompe en una serie de reacciones químicas y la energía liberada en estas reacciones se usa para generar unas moléculas especiales, ricas en energía, que sirven como donadoras inmediatas de energía a las células. La más importante de ellas es el trifosfato de adenosina (ATP). Todos los organismos vivientes producen ATP, fuente inmediata de energía para la mayoría de las funciones celulares.

Un análisis de la estructura de la molécula de ATP nos proporcionará la pista de su papel como transportador universal de energía. La molécula se compone de tres clases de componentes: una base nitrogenada (adenina), un azúcar, (ribosa) y una secuencia de tres grupos fosfatos (véase la Figura 1-5). En determinadas condiciones los grupos fosfatos de la molécula de ATP se separan de la misma. Como los enlaces que conectan a los dos grupos externos de fosfato con la molécula son altamente energéticos, su separación del ATP genera gran cantidad de energía utilizable. En las reacciones químicas que se producen en las células, el grupo fosfato no se separa sin más, sino que es transferido junto con su energía a otras moléculas. Estas moléculas activadas pueden así reaccionar de alguna manera con otras y cuando lo hacen liberan el grupo fosfato. La liberación de un grupo fosfato del ATP produce ADP, el difosfato de adenosina de menor valor energético. La transferencia de los dos grupos produce monofosfato de adenosina (AMP). (El grupo fosfato interior está unido a la molécula por un enlace difícil de romper.) A la inversa, la adición de uno o dos grupos fosfatos al AMP reconstituye las moléculas de ADP o ATP, ricas en energía.

Como las células necesitan un aporte continuo de energía deben abastecer constantemente sus reservas de ATP. Las células han desarrollado fundamentalmente tres vías para generar ATP: fermentación, respiración y fotosíntesis. Estas vías, y su probable forma de desarrollo, se describen en los capítulos segundo y tercero. Una vez en marcha estas vías de generación de ATP ya no desaparecieron nunca. Uno de los descubrimientos más reveladores y apasionantes de la biología moderna es la extremada tendencia conservadora de los sistemas metabólicos. No solamente se han conservado genes aislados y las proteínas sintetizadas bajo su dirección, sino que hasta vías metabólicas enteras han persistido durante eones. Los actos que los organismos han añadido a su viejo repertorio se han limitado a ligerísimas modificaciones superficiales. En concreto, la fotosíntesis, la fermentación y la respiración que se desarrollaron en los procariontes hace varios miles de millones de años,

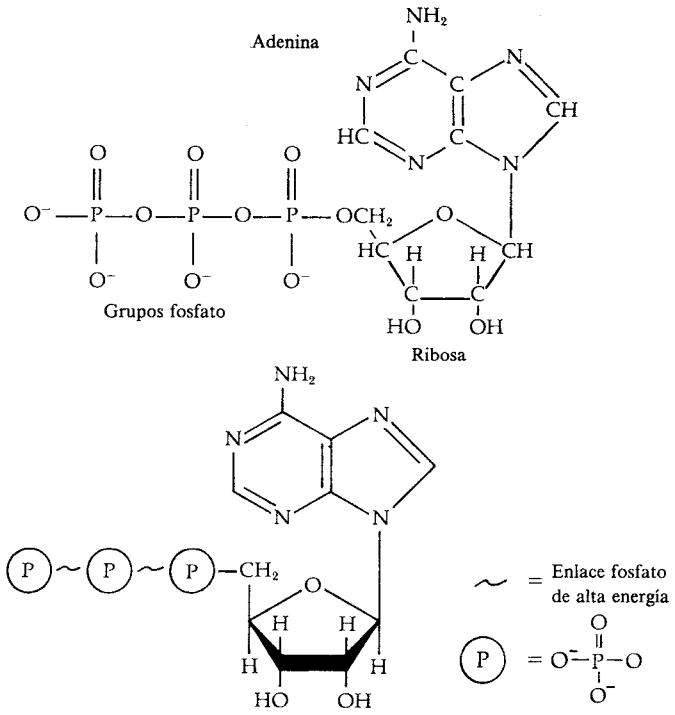


Figura 1-5. Dos formas diferentes de representar la estructura química del ATP.

son todavía los métodos principales de producción del ATP. Los enzimas que catalizan estas reacciones también son muy antiguos y estudios recientes indican que tales enzimas han cambiado muy poco desde que aparecieron en los primeros procariontes.

Reconstruyendo el mundo antiguo

¿En qué clase de mundo vivieron los primitivos eucariontes? ¿Eran las condiciones del planeta y de su atmósfera las que ahora conocemos? La superficie del planeta, los océanos y la atmósfera han sido alterados tan profundamente por las actividades de los seres vivos que para responder a estas cuestiones ha de acudirse a los estudios realizados sobre planetas sin vida, vecinos al nuestro. La Tierra se formó por condensación de una nube de polvo y gases del mismo modo que los restantes planetas del sistema solar. Los astrofísicos sostienen que la mayoría de los cuerpos

importantes del sistema solar se originaron simultáneamente hace alrededor de unos 5000 millones de años. Las fotografías tomadas desde los satélites espaciales muestran superficies de cráteres similares en la Luna, Mercurio, Venus y Marte y sus satélites. El hecho de que las rocas más antiguas recogidas en la superficie de la Luna, al igual que los meteoritos encontrados en la Tierra, tengan unos 4500 millones de años apoya la idea de un origen común para los cuerpos más importantes del sistema solar.

De esta manera, se puede considerar que Venus y Marte son planetas estériles con historias parecidas a la Tierra (los resultados de las misiones rusas Venera 9 y 10 a Venus y de la misión norteamericana Vikingo a Marte en 1976, sugieren que esta suposición es plausible) y permite derivar hipótesis razonables sobre la forma en que la vida ha modificado la superficie de nuestro planeta. Una de las diferencias más significativas entre el planeta Tierra y sus vecinos, es la gran proporción de oxígeno existente en la atmósfera terrestre. Tanto la atmósfera de Venus como la de Marte contienen alrededor del 98% de dióxido de carbono y bastante menos de un 1% de oxígeno, (contienen también alrededor de un 2% de nitrógeno y una cantidad pequeña de vapor de agua) mientras que la atmósfera terrestre ostenta en la actualidad, casi un 21% de oxígeno y sólo un 0,03% de dióxido de carbono (y un 79% de nitrógeno). Cuando la Tierra se formó, probablemente su atmósfera se parecía a las que los planetas cercanos tenían en ese momento.

La teoría de que la atmósfera de la Tierra en sus primeros estadios no contenía oxígeno libre, se apoya en consideraciones biológicas. La vida se originó en la Tierra a través de la formación e interacción de compuestos prebióticos: aminoácidos, nucleótidos y azúcares producidos no biológicamente. En presencia de oxígeno estos compuestos químicos sencillamente no pueden acumularse, dado que el oxígeno reacciona con ellos y los destruye tan pronto como se han formado. Por lo tanto, las primeras células tienen que haber aparecido en la Tierra en ausencia de oxígeno.

Las bacterias primitivas (las que se cree están más directamente relacionadas con nuestras células antepasadas más antiguas) no tienen protección química o de cualquier otro tipo contra este gas y su material celular se quema si es expuesto al oxígeno. Estas células primitivas, llamadas anaerobias estrictas, viven de la fermentación, absorbiendo compuestos orgánicos y generando ATP anaeróbicamente. Es razonable suponer, por lo tanto, que evolucionaron en ausencia de oxígeno.

A medida que las reservas de compuestos orgánicos se fueron reduciendo con el tiempo, se produjo la evolución del aparato fotosintético, que permitió a las células manufacturar los compuestos orgánicos que necesitaban a partir de compuestos inorgánicos, utilizando la luz como fuente de energía. Sin embargo, los primeros fotosintetizadores fueron también bacterias anaeróbicas y su primitiva forma de fotosíntesis no generó oxígeno.

¿Cómo llegó entonces la atmósfera a convertirse en oxigenada, si ésta era una transición completamente imposible de predecir a partir de las leyes físicas y químicas? ¿Cuándo ocurrió tal transición? Para resolver estas cuestiones hay que estu-

diar los organismos que aparecieron después de las bacterias fotosintéticas más antiguas. Estos sucesores fueron las mal llamadas algas azules, un grupo de fotosintetizadores que, ni son algas, ni son siempre de color azul. Hoy los biólogos comienzan a usar el término *bacterias azules* o *cianobacterias*, reconociendo la afinidad esencial de estos microorganismos con las restantes bacterias, y éste es el término que utilizaré en lo sucesivo. Probablemente las cianobacterias fueron los primeros organismos que liberaron oxígeno como producto residual de la fotosíntesis.

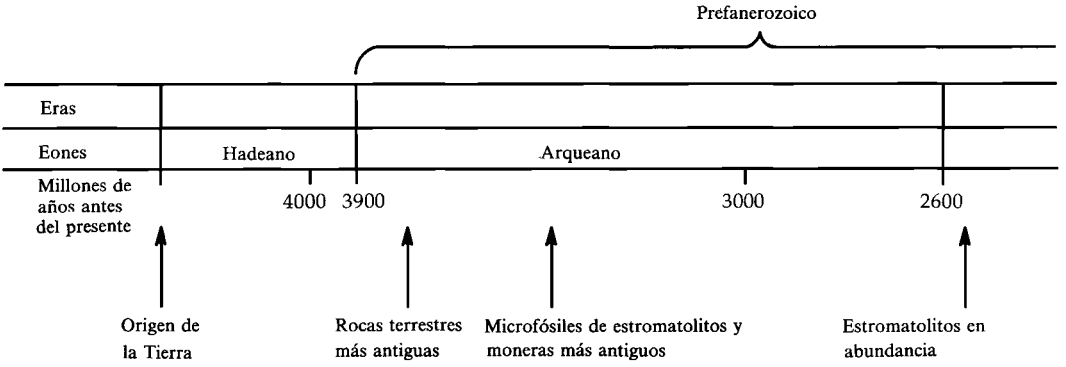
Existen fósiles que atestiguan la proliferación y diversificación de las cianobacterias hace unos 2500 millones de años, fecha que concuerda con el registro geológico, en el que existen rocas de 2000 millones de años con formas oxigenadas de minerales. Por lo tanto, la proliferación de estas bacterias tuvo que ser la causa del aumento del oxígeno en la atmósfera. Nunca antes o después, la atmósfera de la Tierra se ha visto tan profundamente alterada por las actividades de los organismos que la habitan.

Al ser el oxígeno tóxico para la vida primitiva, se fue convirtiendo en un agente contaminante cada vez más peligroso. Al igual que los productos residuales de los automóviles, el oxígeno llegó a constituir una amenaza para su mismo productor, las cianobacterias. La resolución de esta crisis resultó ser un punto crucial en la historia de la célula: los microorganismos desarrollaron la capacidad de usar el oxígeno mediante la respiración. Esta solución no sólo los protegió, sino que además les aportó energía adicional, porque la respiración genera bastante más ATP que la fermentación. Conforme iba creciendo la concentración de oxígeno en la atmósfera, aparecieron muchas especies no fotosintéticas que requerían oxígeno para sus procesos metabólicos. Tales especies fueron las primeras aeróbicas estrictas, quienes convirtieron un veneno potencial como el oxígeno, en un elemento utilísimo mediante la elegante solución de la respiración aeróbica. A través de este mecanismo las células podían generar suficiente ATP como para aumentar de tamaño y realizar funciones mucho más complejas. En el comienzo del período geológico Cámbrico, hace alrededor de unos 600 millones de años, se produjo una verdadera inundación de animales de gran tamaño y de vida fotosintética. Su éxito era el resultado visible de las innovaciones miniaturizadas de sus antecesores microscópicos.

Durante mucho tiempo se consideró que las rocas cámbricas constituían el inicio del registro fósil. El período anterior al Cámbrico se concebía como una era extensa e indiferenciada, el "Precámbrico", en las escalas geológicas de tiempo. En la actualidad se conoce lo suficiente de este período como para dividir el Precámbrico en eones: Hadeano, Arqueano y Proterozoico (véase la Fig. 1-6). El primero, cuyo nombre deriva de Hades, el ardiente y caótico infierno de la mitología griega, abarcó desde los 4600 hasta los 3800 millones de años antes del presente. La Tierra y la Luna se solidificaron durante este eón, los meteoritos y las rocas lunares datan de él, pero no quedan rocas terrestres del Hadeano debido a la gran cantidad de material que cayó sobre la Tierra y al movimiento y disolución de las rocas de su superficie. El eón Arqueano, que se extendió entre los 3800 y 2600 millones de

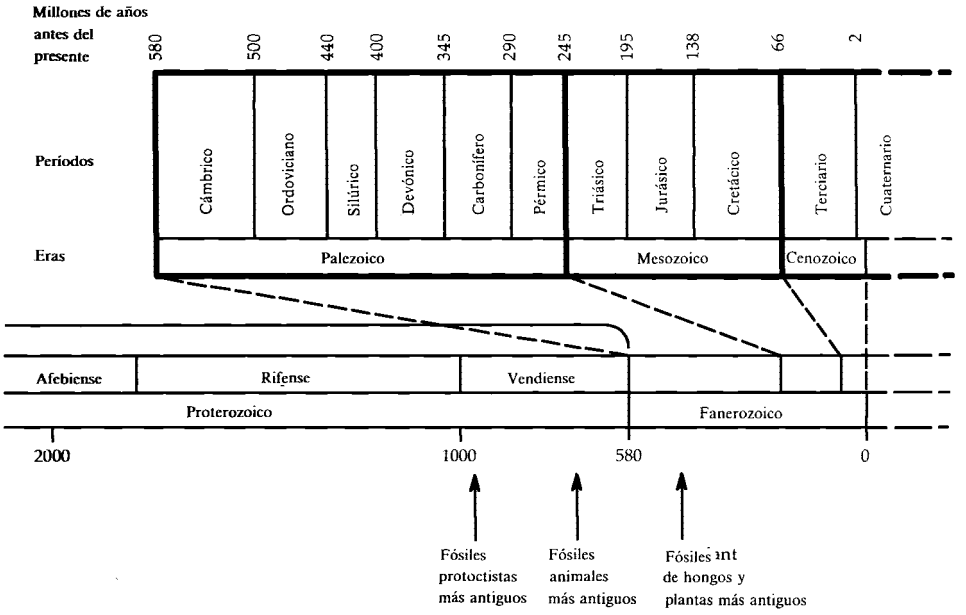
años antes del presente, vio la consolidación de la corteza terrestre en su aspecto actual, la aparición de la vida en el planeta y de las estrategias metabólicas más importantes, incluidas la fermentación, la fotosíntesis y la capacidad para convertir el nitrógeno de la atmósfera en una forma utilizable por las células. Los inicios del eón Proterozoico, hace unos 2600 millones de años, estuvieron marcados por cambios en el carácter de las rocas superficiales. Este eón se extendió hasta el comienzo del período Cámbrico, hace alrededor de unos seiscientos millones de años. Durante el Proterozoico, las células procarióticas desarrollaron la reproducción sexual con dos células paternas, dando lugar a los antecesores de los animales y de las plantas actuales. Se desarrollaron eucariontes de muchas formas diferentes; algas de varios centímetros de diámetro se habían desarrollado ya hacía unos mil millones de años. Los primeros animales multicelulares de cuerpo blando aparecieron casi al final del eón, hace alrededor de unos setecientos millones de años. Dentro de la escala de

Figura 1-6. Cronología histórica de la Tierra. Los acontecimientos de los eones Arqueano y Proterozoico se describirán en los capítulos siguientes.



tiempo que estamos comentando, el período de tiempo representado por el registro fósil "clásico" (el constituido por los trilobites, los primeros animales y plantas terrestres, los extensos bosques cuyos restos formaron nuestros depósitos de carbón, los dinosaurios y los lanudos mamuts) ha sido denominado eón Fanerozoico.

En este libro describiré la larga y tranquila evolución que se produjo durante el Prefanerozoico, especialmente los pasos que condujeron desde los procariontes anaeróbicos unicelulares a las complejas células eucarióticas, cuya existencia era el prerrequisito para el origen y evolución de todas las plantas y animales de mayor tamaño. El escenario de la narración es el ambiente de la Tierra, que puso en movimiento los procesos evolutivos y que fue después transformado por tales procesos, a medida que las formas vivientes iban cambiando. Estudiaremos en primer lugar el mundo de nuestros más remotos antepasados y las estrategias de supervivencia que desarrollaron hace miles de millones de años.



Lecturas recomendadas

Broda, E. *The evolution of the Bioenergetic Process.* Oxford: Pergamon Press, 1975.

Goldsmith, D. y T. Owen. *The Search for Life in the Universe.* Menlo Park, Calif.: Benjamin/Cummings, 1980.

Keeton, W. T. *Biological Science*, 3ª ed. Nueva York: W. W. Norton, 1980.

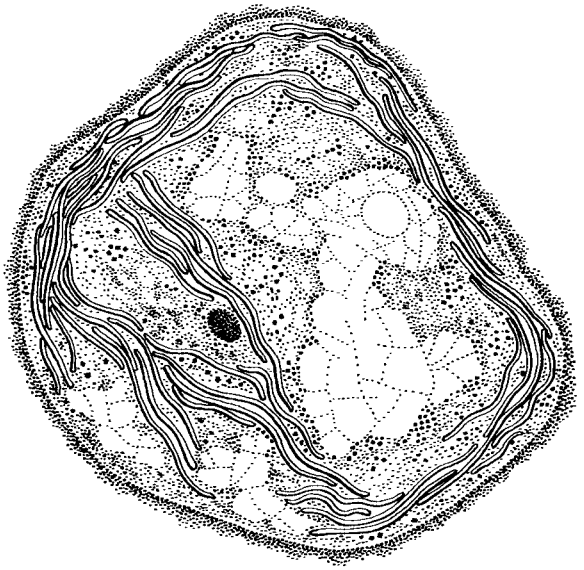
Lovelock, J. E. Gaia: *A new Look at Life on Earth.* Oxford: Oxford University Press, 1979. Hay traducción castellana: GAIA. Una nueva visión de la vida sobre la Tierra. H. Blume Ed. Madrid, 1983.

Margulis, L., y K. Schwartz. *Cinco Reinos.* Ed. Labor, 1985.

Press, F. y R. Siever. *Earth.* 2ª ed. San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1979.

CAPÍTULO 2

La vida sin oxígeno



Los primeros estadios de la vida sobre la Tierra se confunden con la historia del propio planeta, de su superficie y de su atmósfera. Todo comenzó hace unos cinco mil millones de años con la formación del sistema solar a partir de una enorme nube de polvo y gas: la nebulosa solar. Las partículas que formaban la nebulosa solar, gravitaron acercándose entre sí y la nebulosa se colapsó girando rápidamente y aplanándose hasta formar un disco. La materia próxima al centro del disco aumentaba de temperatura y se hacía más y más densa conforme se incrementaba la fuerza centrípeta y continuaba el colapso gravitatorio. En un momento dado, la temperatura llegó a ser tan alta que los núcleos de los átomos colindantes se fusionaron (la mayoría de hidrógeno y algunos de helio) produciéndose reacciones termonucleares. El sol había nacido como estrella.

No todo el material de la masa solar derivó hacia el centro. Partículas de polvo y gases más alejadas del centro, mediante un proceso de acrecentamiento, llegaron a formar planetas atrapados en órbitas alrededor del Sol, mientras que el Sol mismo estaba todavía formándose. Uno de esos planetas fue la Tierra. La historia de los primeros mil millones de años terrestres (el eón Hadeano) puede inferirse únicamente de los modelos astronómicos y de los estudios de la Luna y de los meteoritos. El planeta sufrió tal bombardeo por otros objetos del sistema solar y tal movimiento de materiales en su superficie que no sobrevivió ninguna muestra intacta de rocas a los acontecimientos primordiales de naturaleza cataclísmica. Parece como si los griegos hubieran tenido razón: la Tierra nació del caos.

Conforme la Tierra crecía se iba calentando. Debieron liberarse ingentes cantidades de calor al comprimirse las zonas internas de la masa en crecimiento, por acumulación de las capas exteriores. Los meteoritos y otros cuerpos planetarios liberaron además calor adicional al golpear con un impacto capaz de formar cráteres enormes. Pero, probablemente, la mayor fuente de calor en el nuevo planeta fue, al igual que hoy, la desintegración en su interior de elementos radiactivos tales como el uranio, el torio y el potasio.

El calentamiento fue un factor decisivo en la determinación de la estructura de la Tierra ya que condujo a la diferenciación de su sustancia rocosa en capas concéntricas. Las rocas se fundieron conforme subía la temperatura interior. Los elementos más pesados, como el hierro y el níquel se hundieron hacia el interior formando un núcleo líquido. Los más ligeros, como el aluminio, el silicio, el oxígeno y el magnesio, emergieron hasta la parte superior y reaccionaron entre sí formando

los minerales silicatados y las rocas que conformaron las capas exteriores. (Los silicatos son un grupo de minerales que contienen silicio, oxígeno y metales varios.) Pero la diferenciación no fue total. Algunos de los elementos ligeros que ascendían hacia la superficie habían formado enlaces químicos con otros más pesados, como el hierro y los elementos radiactivos uranio y torio. Por esta razón se encuentran todavía en la actualidad elementos pesados cerca de la superficie de la Tierra.

Los gases poco reactivos, tales como el nitrógeno, el argón y el neón, no se combinaron con otros elementos, sino que, al ser retenidos por la gravedad de la Tierra, se convirtieron en parte de la superficie externa, la atmósfera primaria. Esta atmósfera no duró mucho tiempo. El inicio de reacciones termonucleares en el Sol produjo un súbito incremento de presión dirigida hacia el exterior, arrojando una gran masa de materiales al espacio. El flujo de materiales solares fue tan violento que barrió la atmósfera primaria de los planetas vecinos, incluida la de la Tierra.

El vulcanismo comenzó debido a la fundición de las rocas y la diferenciación de la Tierra en capas. La lava brotó a raudales y se esparció formando una fina corteza primordial, demasiado fina para ser estable, por lo que se fundió y solidificó repetidas veces. Sin embargo, a medida que el planeta se enfriaba, la corteza se solidificó más establemente, formando una capa rocosa compuesta básicamente de aluminosilicatos. Mientras tanto, a partir de las emisiones del interior fundido del planeta, se iba formando una atmósfera que finalmente reemplazó a la arrasada al incendiarse el Sol. La Tierra se rodeó de una nueva atmósfera secundaria formada por vapor de agua, nitrógeno, argón, neón, dióxido de carbono e hidrógeno. En la hipótesis de que los primeros estadios del desarrollo de la Tierra, Venus y Marte, fueran similares, las exploraciones recientes de estos planetas vecinos sugieren que la atmósfera secundaria de la Tierra, igual que las actuales de Venus y Marte, contenía menos del uno por ciento de oxígeno, pero mayores cantidades de nitrógeno y dióxido de carbono (quizás hasta un diez por ciento de la atmósfera era CO_2). Probablemente la atmósfera contenía también pequeñas cantidades de hidrógeno y gases ricos en hidrógeno: amoníaco (NH_3) y metano (CH_4), pero no podía retener estos gases en gran cantidad. El hidrógeno, el más ligero de los gases, habría escapado al espacio, lo mismo que algo del metano. El metano se habría oxidado como aparentemente ha sucedido en Venus y en Marte, y el amoníaco se habría disuelto en agua o habría sido destruido en la atmósfera por la radiación ultravioleta procedente del sol.

Mientras que la Tierra se estaba formando, el agua se hallaba "bloqueada", enlazada químicamente en los minerales, como agua de hidratación. Estos enlaces químicos se rompieron por el calor producido en la diferenciación de la Tierra y al romperse liberaron moléculas de agua. Los volcanes expulsaron vapor de agua, que se condensó y volvió a caer en forma de lluvia. A medida que la Tierra se enfriaba, se condensaba mayor cantidad de vapor de agua y en un momento dado formó la hidrosfera: agua subterránea, océanos, lagos, ríos, arroyos, lagunas, fuentes termales y geisers.

Hacia el comienzo del eón Arqueano, algunos miles de millones de años después de la formación del planeta, probablemente la Tierra ya contaba con continentes, masas de agua poco profundas, y una superficie como picada de viruelas y recubierta de cráteres, algo semejante a un Marte húmedo. Este ambiente, por inhóspito que ahora pueda parecer, contenía toda la materia prima para la iniciación de la vida.

Dentro del sistema solar, la Tierra es especialmente apropiada para la formación de la vida tal como la conocemos: sistemas químicos basados en el carbono en medio de agua salada. La Tierra está a una distancia adecuada del Sol, ya que no puede haber vida fuera de los márgenes de temperaturas en los cuales el agua es líquida. Los sistemas vitales no se formarán, o no sobrevivirán, si el agua se halla sólo como hielo o vapor. En planetas alejados del Sol, como Marte, las temperaturas son demasiado bajas para permitir la formación de masas de agua líquida. Por el contrario, Venus está demasiado cerca del Sol y las minúsculas cantidades de agua presente están en forma de vapor.

Además, la Tierra tiene el tamaño adecuado. Si fuera más pequeña, la fuerza de la gravedad no sería de intensidad suficiente para retener la atmósfera, y los planetas que no tienen atmósfera no son adecuados para que exista un ciclo de elementos en la hidrosfera o en un medio líquido. Y a la inversa, si la Tierra fuera mayor su atmósfera sería tan densa que la radiación solar, que es la fuente de energía necesaria para las reacciones químicas de la vida, sería incapaz de penetrar hasta la superficie del planeta.

El comienzo de la vida

¿Cómo empezó la vida en la Tierra? ¿Cómo pudo evolucionar, incluso la célula más sencilla, a partir de precursores químicos no vivos? Todas estas preguntas son apasionantes temas de investigación. Puede que algún día se especifiquen los pasos que condujeron a la formación del DNA, del RNA y de las proteínas empaquetadas en una membrana lípido-proteínica, organizadas de forma tal que asegura su replicación. Incluso puede que se llegue, a partir de consideraciones bioquímicas, a reconstruir las condiciones existentes en la superficie de la Tierra durante el eón Arqueano —temperatura, presión y composición de los gases, salinidad, humedad y minerales superficiales, así como los cambios de esas condiciones con los ciclos debidos a las mareas, la alternancia de noches y días y la sucesión de las estaciones.

Aunque todavía falten muchos detalles por reconstruir, hay una serie de hipótesis cuya aceptación es general. Una de ellas es la de que la vida apareció debido el autoensamblaje de pequeñas moléculas orgánicas en moléculas más grandes y más complicadas. Según esta hipótesis, el ensamblaje se produjo en la superficie de las arcillas u otros cristales. Estas superficies pudieron haber atraído pequeñas moléculas y haberlas retenido en formas ordenadas, promoviendo la formación de pequeños polímeros —cortas cadenas de aminoácidos o nucleótidos. La existencia de

estas cadenas pudo haber permitido la formación espontánea de estructuras mayores, proteínas y ácidos nucléicos primitivos. Los materiales de construcción, los pequeños compuestos orgánicos, se habrían formado por la acción de los relámpagos, de la radiación solar ultravioleta y de otras formas de energía sobre los gases de la atmósfera secundaria.

El bioquímico ruso Alexander I. Oparin, en una pequeña monografía publicada en 1924, y el fisiólogo J. B. S. Haldane, en un artículo publicado en 1929, abrieron la vía experimental de aproximación al estudio del origen de la vida.* Oparin y Haldane señalaron que uno de los requisitos para que la evolución de la vida a partir de la materia orgánica no viva fuera posible, era el de una atmósfera carente de oxígeno libre; el oxígeno habría reaccionado instantáneamente con cualquier compuesto orgánico prebiótico (no producido biológicamente) o incluso habría impedido que se formaran. Sin embargo, no fue hasta la década de los cincuenta cuando Stanley L. Miller y Harold C. Urey, de la Universidad de Chicago, demostraron que los compuestos orgánicos pudieron haberse sintetizado a partir de los gases que se creía existían en el joven planeta. En sus experimentos, ambos científicos provocaron descargas eléctricas en una mezcla de estos gases contenidos en un recipiente de cristal. En experimentos parecidos, se han producido desde entonces compuestos orgánicos incluyendo aminoácidos y bases de los ácidos nucleicos, a partir de diferentes mezclas de gases simples. Pueden utilizarse diferentes formas de energía, tales como descargas eléctricas, radiación ultravioleta y calor; no cabe duda pues, de que la Tierra tenía en ese momento una provisión de compuestos orgánicos perfectamente adecuada para el ensamblaje y mantenimiento de los primeros organismos vivos.

¿En qué momento surgió la vida? La comprensión del significado de los fósiles desplazó en el siglo diecinueve el debate sobre los orígenes de la vida del terreno de la mitología y de la teología, lo que permitió a los descubridores de animales fósiles establecer una cronología que situaba los orígenes de la vida hace unos seiscientos millones de años, justo antes del período Cámbrico. Tal perspectiva se mantuvo hasta la década de los años cincuenta. En este período, casi todos los paleontólogos creían que la vida más primitiva estuvo formada por animales unicelulares de cuerpo blando, antepasados inmediatos de los trilobites, de los gusanos y de otros animales del fondo del mar predominantes durante el temprano Cámbrico (véase Figura 2-1). Los textos anteriores a los años sesenta, así como piezas que todavía se encontraban en museos de todo el mundo, explican que, al comienzo del período Cámbrico, el registro fósil muestra una explosión de animales bien desarrollados establecidos en varios continentes, sin, o con escasos precursores.

Es fácil entender por qué la historia de la vida previa al Cámbrico permaneció oculta durante tanto tiempo. Hasta bien entrado el siglo veinte, los depósitos fósiles mejor estudiados fueron los de Inglaterra y el País de Gales, donde las rocas

*Véanse las lecturas recomendadas al final de capítulo.

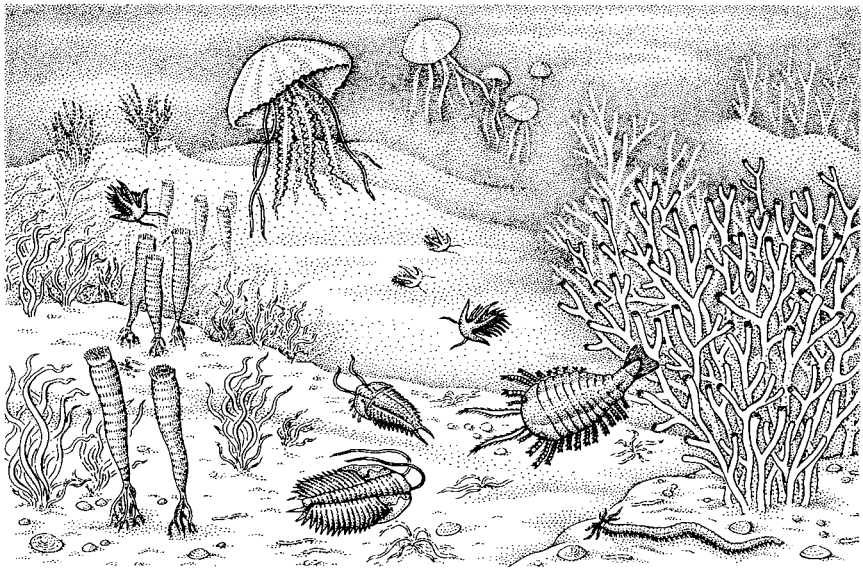


Figura 2-1. Los comienzos del eón Fanerozoico: paisaje marino del período Cámbrico, hace unos seiscientos millones de años. (Dibujo de Laszlo Maszoly.)

Cámbricas se hallan por encima de rocas mucho más antiguas. La frontera entre ambas es una discontinuidad abrupta: representa un intervalo de tiempo en el cual se detuvo la deposición de materiales, mientras que la erosión quitó parte de los sedimentos. En algunos lugares transcurrieron millones e incluso cientos de millones de años entre la deposición de las capas más bajas y las más altas. Dado que no hay fósiles evidentes y bien conservados en las capas precámbricas de rocas más bajas, la discontinuidad Cámbrico/Precámbrico de las áreas inglesas dio la impresión de que el comienzo del Cámbrico por sí mismo representaba una tremenda discontinuidad, quizás directamente precedida por el origen de la vida.

En la década de los cincuenta, Martin Glaessner, de la Universidad de Adelaida, encontró una secuencia de rocas en Ediacara, en el sur de Australia, que no mostraba ninguna discontinuidad entre los sedimentos del Cámbrico y del Precámbrico tardío. Debajo de las rocas cámbricas se encontraron huellas excelentes, dejadas en la arena o en el barro por animales marinos de cuerpo blando de muchas formas reconocibles (véase la Figura 2-2). Desde el descubrimiento de Glaessner, se han encontrado en muchos otros sitios ejemplares de fauna ediacarense (como ahora se denomina a los fósiles similares) incluyendo Inglaterra, Groenlandia y Si-

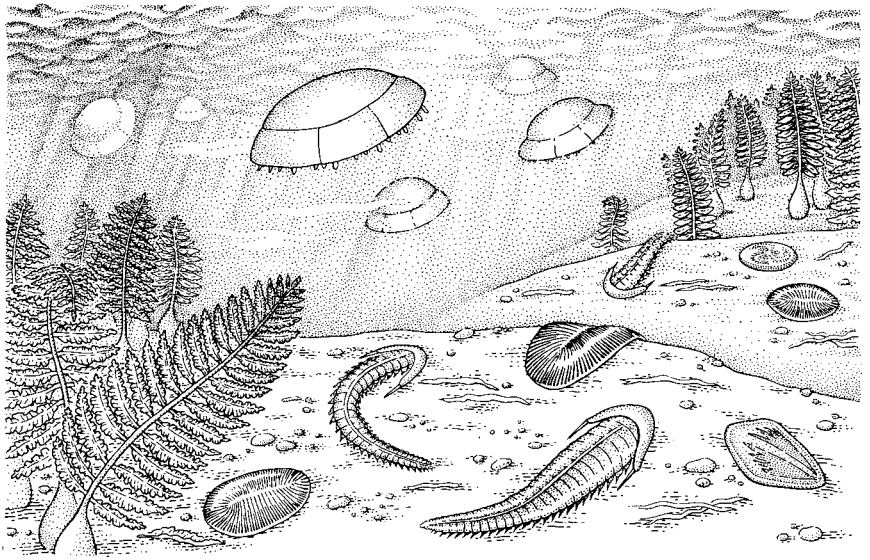


Figura 2-2. El final del eón Proterozoico: un fondo marino ediacarense con animales blandos reconstruidos a partir de las huellas que dejaron en arenas y fangos hace unos setecientos millones de años. (Dibujo de Laszlo Maszoly.)

beria. Hoy se admite que el problema de la aparición súbita de la vida se debió a la naturaleza de las pruebas. (Véanse Figuras 2-3 y 2-4.) Las partes blandas de los organismos devienen fósiles más raramente que las duras y, éstas, fundamentalmente las conchas de los animales invertebrados hechas de fosfato y de carbonato cálcicos, aparecieron justo antes del Cámbrico. Tras algunas decenas de millones de años, tales invertebrados se habían distribuido por todo el planeta, en un período que puede parecer ciertamente repentino desde nuestra perspectiva de quinientos millones de años más tarde.

Los paleontólogos Elso S. Barghoorn, de la Universidad de Harvard, y Stanley A. Tyler, de la Universidad de Wisconsin, fueron los primeros en aportar pruebas de la existencia de los predecesores microbianos de la fauna ediacarense. Basándose en la intuición de que la vida microbiana debía haber precedido a la aparición de los animales grandes y de las plantas, en la mitad de la década de los cincuenta ambos científicos acometieron estudios microscópicos de ciertas rocas sedimentarias de alrededor de unos dos mil millones de años de antigüedad, parte de la Formación Gunflint Iron, Ontario y norte de Minnesota. Tenían razón. Las rocas de

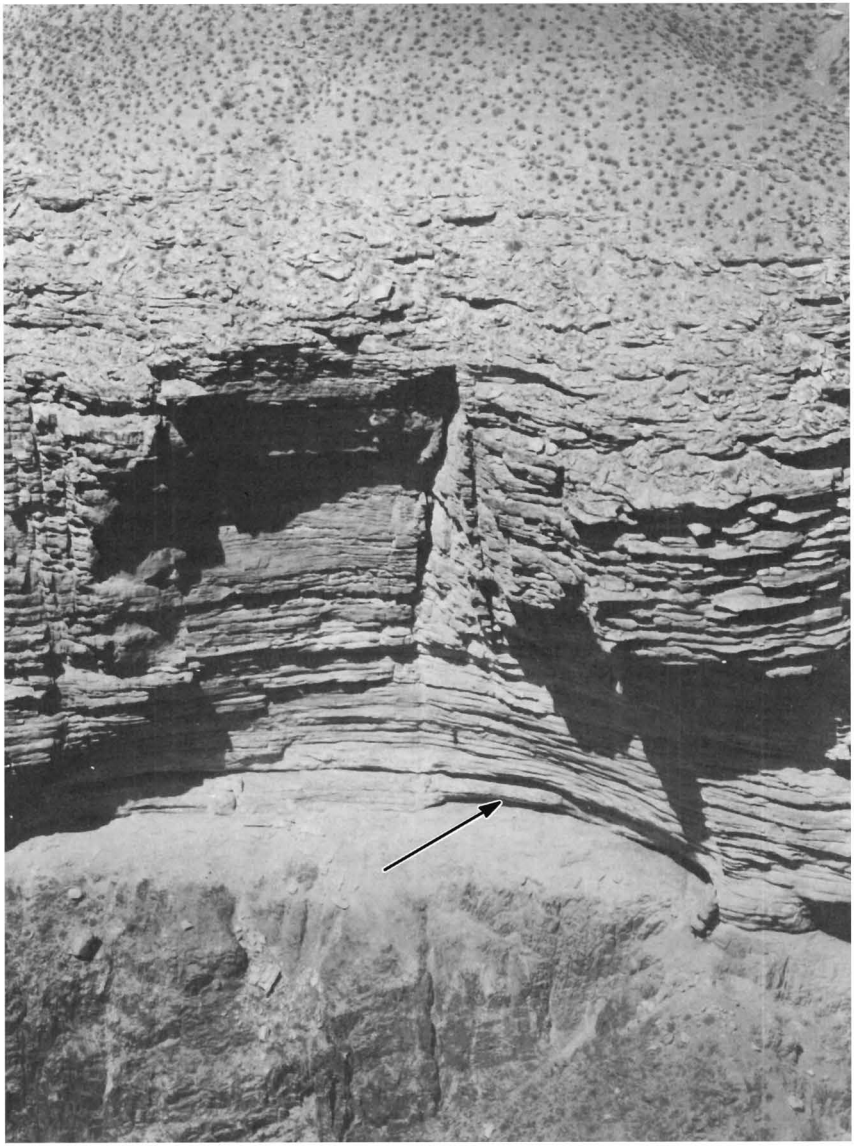


Figura 2-3. Contacto entre rocas del Fanerozoico y del Prefanerozoico en la zona del Monument Creek, en el Gran Cañón en Arizona. En este lugar la discontinuidad es profunda. Debido a que no existen signos claros de vida por debajo de la flecha y a que los fósiles son abundantes por encima de la misma (en los estratos Cámbricos que empiezan por la arenisca Tapeats), se pensó que esta frontera correspondía a algún cambio fundamental en la historia de la Tierra y de la vida. (Fotografía de Bradford Washburn, Boston Museum Science.)

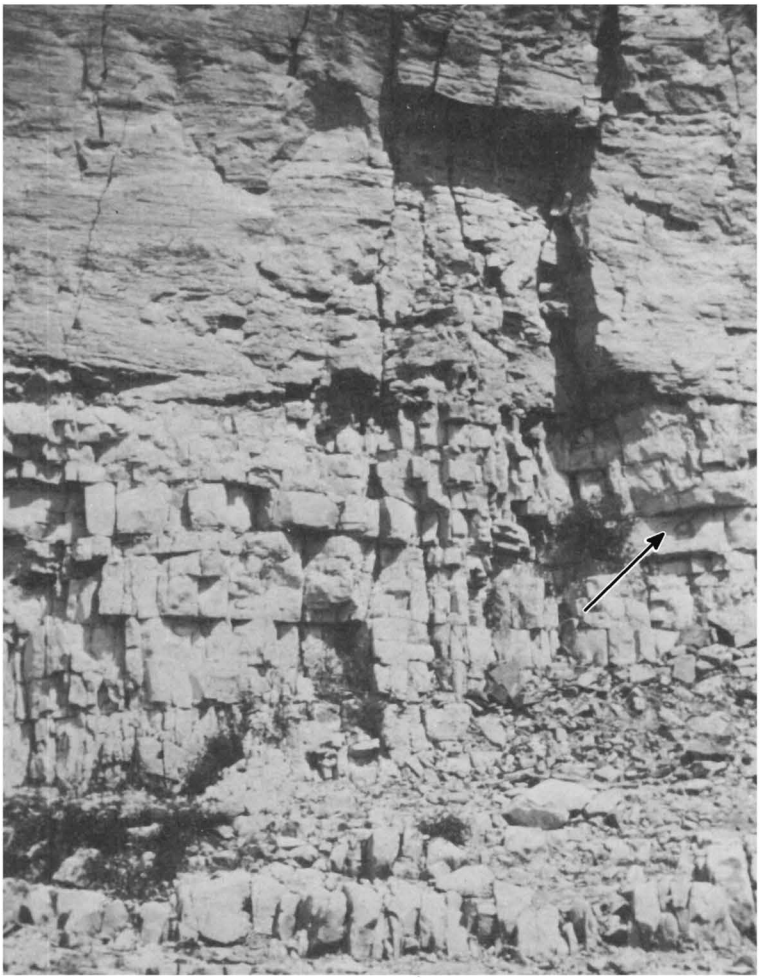


Figura 2-4. Zona inferior de las rocas cámbricas en el río Aldan, Siberia. La flecha señala el estrato rocoso más antiguo, dolomita, que contiene fósiles de la fauna cámbrica con esqueletos. Las capas superiores contienen fósiles de más de sesenta especies de animales esqueletizados. Las capas subyacentes, también de dolomita, carecen de tales restos, pero contienen estromatolitos (rocas sedimentarias depositadas por comunidades bacterianas) y huellas de la fauna ediacarense formada por organismos de cuerpos blandos. La ausencia de discontinuidad entre estas capas de rocas apoya la noción de que la frontera inferior del Cámbrico representa un cambio en la preservabilidad de los fósiles: un suceso evolutivo, más que un suceso geológico, atmosférico o de cualquier otro tipo ambiental. (Por cortesía de Max y Françoise Debrenne, Musée d'Histoire Naturelle, París.)

Gunflint poseían formas microscópicas en abundancia y algunas eran lo bastante parecidas a las modernas células bacterianas como para ser fósiles de vida microbiana (véase Figura 2-5). Desde principios de los sesenta ha habido muchos descubrimientos comparables al mencionado. El más antiguo corresponde a los últimos años de la década de los setenta y se debe a Stanley M. Awramik, de la Universidad de Santa Barbara, California, en las rocas sedimentarias de la Serie de Warrawoona, North Pole, Australia Occidental. El mismo Awramik, en colaboración con el grupo de investigación de paleolobiología del Precámbrico de la Universidad de Los Angeles, California, dirigido por J. Wm. Schopf, describió estos fósiles, que tienen unos 3500 millones de años, pero cuya complejidad morfológica sitúa el establecimiento de la vida muy anteriormente (véase Figura 2-6).*

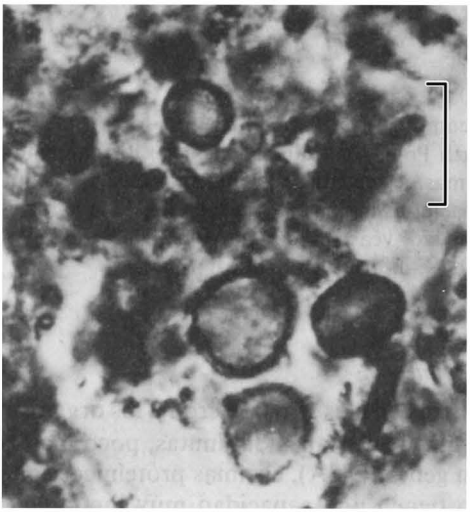


Figura 2-5. Microfósiles en las rocas de la formación Gunflint Iron, de unos dos mil millones de años de antigüedad. (Por cortesía de Stanley M. Awramik, Universidad de California en Santa Barbara.)

*Debido a que las dataciones no pueden realizarse exactamente en las mismas muestras de las que se recuperan los fósiles, estos microfósiles podrían estar incluidos en rocas mucho más recientes (de 70 millones de años). La extraordinaria conservación y la inmensa importancia de este descubrimiento nos exige una extrema cautela en su interpretación.

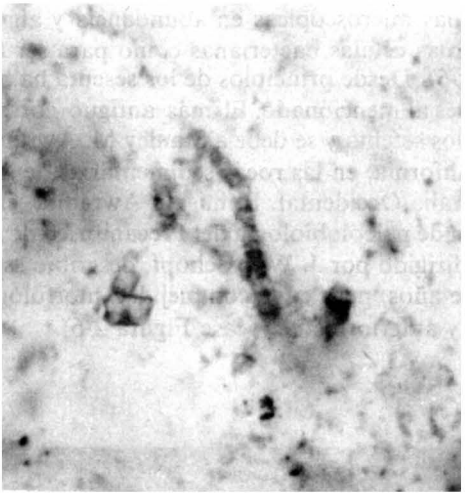


Figura 2-6. Microfósil complejo, un filamento curvado con tabiques transversales, de una roca procedente de North Pole, Australia Occidental. El filamento tiene unos cinco micrómetros (cinco millonésimas de metro) de anchura, la misma anchura que los filamentos de las cianofíceas o cianobacterias modernas. La roca puede tener unos tres mil quinientos millones de años de antigüedad (véase la nota al pie de página 29).(Por cortesía de Stanley M. Awramik, Universidad de California en Santa Barbara.)

Se inventa la fermentación

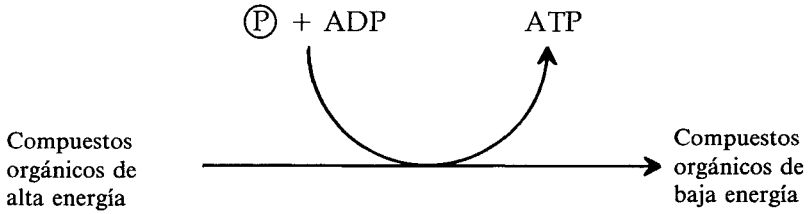
Seguramente, las primeras células se parecieron a los organismos más pequeños hoy conocidos: ciertas células bacterianas diminutas, poco más que bolsas membranosas llenas de agua con genes (DNA), enzimas proteínicos solubles y ribosomas. Las bacterias de este tipo tienen una capacidad muy limitada para manufacturar los componentes de sus propias células y carecen de la suficiente información genética para sintetizar todos los aminoácidos, nucleótidos, vitaminas e incluso a veces los enzimas y las proteínas más grandes que necesitan. Tienen que cubrir sus necesidades químicas en forma de alimento. De hecho, muchas de estas bacterias son en la actualidad parásitos y de esta manera se aprovisionan abundantemente de todo lo necesario a partir del animal o planta hospedador.

¿Cómo adquirían las primeras células vivas los nutrientes que necesitaban? Sin la barrera de la capa de ozono, la radiación solar que alcanzaba la superficie del planeta debió haber sido intensa. Probablemente tan intensa como la radiación en la superficie de Marte, cuya atmósfera es transparente a la luz ultravioleta. En este tipo de ambiente la producción de compuestos orgánicos tiene que ser abundante;

como el maná enviado desde los cielos producido a través de la luz solar. Por lo tanto, las primeras células fueron probablemente heterótrofas, capaces de alimentarse de moléculas orgánicas del mismo tipo de las que estaban compuestas: aminoácidos, azúcares y pequeños ácidos orgánicos.

Incluso las células más sencillas necesitan, sin embargo, alimento y energía para crecer y desarrollarse. Necesitan energía en forma de ATP para producir DNA, RNA y proteínas a partir de sus precursores orgánicos procedentes del medio. Se han podido obtener fácilmente moléculas de ATP a partir de mezclas de gases y fosfatos en experimentos diseñados para reproducir las condiciones del Arqueano inferior. Esto sugiere que las primeras células pudieron obtener energía por el camino más directo: sencillamente comiendo ATP. Más aún, posiblemente se alimentaron de una gran variedad de compuestos altamente energéticos, incluyendo dos que están relacionados con el ATP —trifosfato de guanosina y trifosfato de uridina. Pero esta situación no podía durar. Conforme crecía la población celular de la Tierra se iban agotando las reservas de compuestos energéticos y, entonces, las células desarrollaron sus propios mecanismos internos para producirlos. Probablemente uno de los primeros fue la fermentación, que sigue siendo el más utilizado.

La fermentación, que se produce en ausencia de oxígeno, consiste en la degradación de ciertos compuestos orgánicos, especialmente azúcares, que produce otros más pequeños y con menos energía. La energía liberada se utiliza para generar ATP a partir de ADP y fosfato (P):



La degradación se produce a través de una serie de reacciones químicas, y los organismos desarrollaron muchas vías de fermentación distintas. Sin embargo, muchos de los organismos fermentadores utilizan una secuencia común llamada la vía de Embden-Meyerhof, nombre de dos de sus descubridores (véase la Figura 2-7). El efecto neto de esta vía es la glucólisis: la glucosa, molécula de azúcar que contiene seis átomos de carbono, se degrada produciendo ácido pirúvico, cuyas moléculas contienen sólo tres átomos de carbono. Por cada molécula de glucosa que se fermenta se producen dos moléculas de ATP. Las diferencias en la fermentación de los distintos organismos se hallan principalmente en las vías que llevan desde distintos compuestos iniciales hasta la glucosa y a los productos de la transformación del ácido pirúvico. En las células animales y en algunas bacterias, el ácido pi-

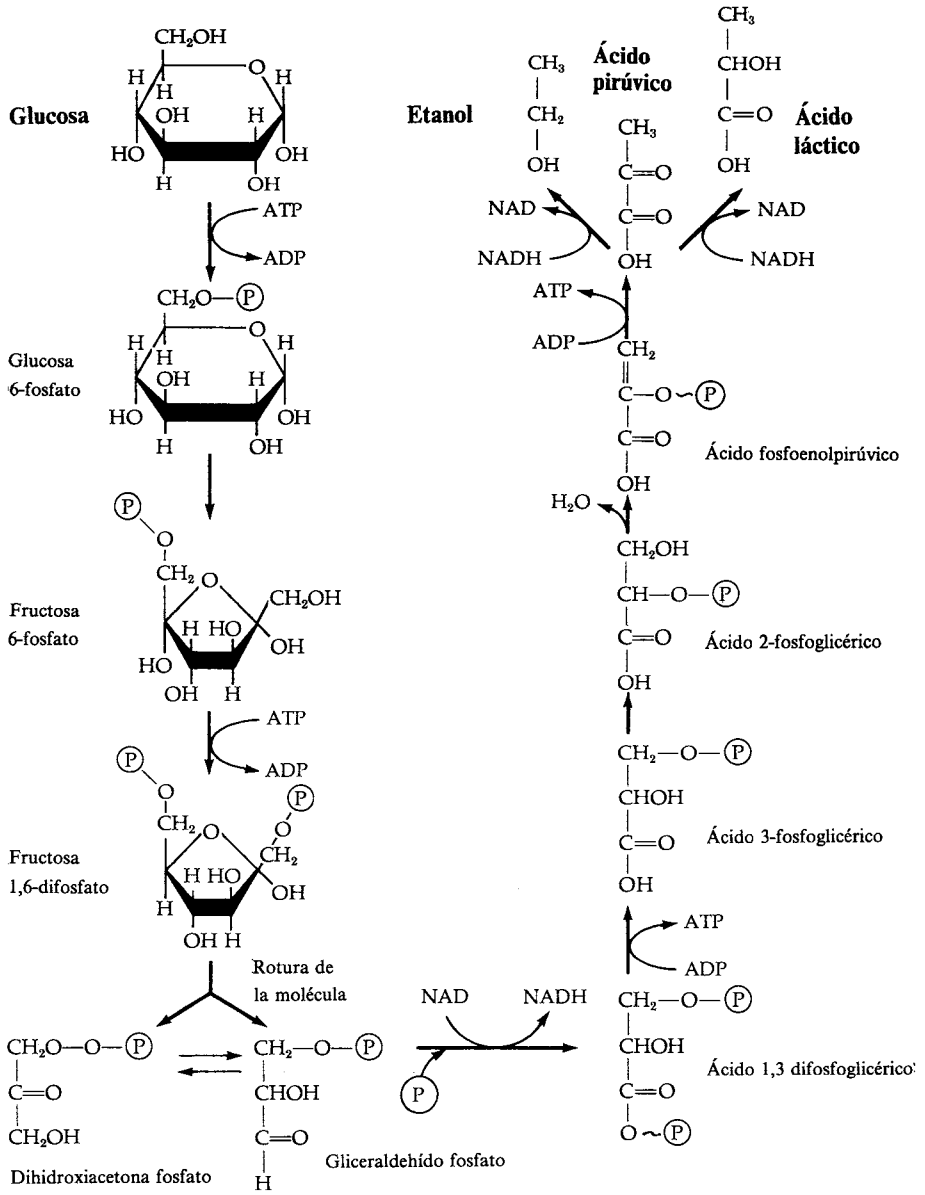


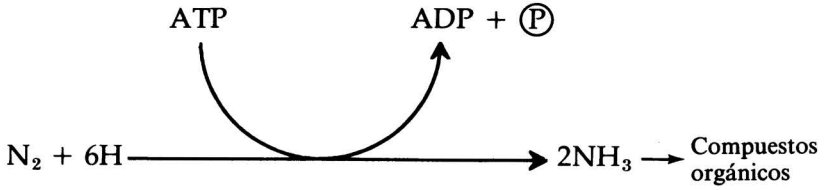
Figura 2-7. La glucólisis, la transformación de la glucosa (un azúcar) en ácido pirúvico, es el núcleo de las fermentaciones en muchos organismos. Cada reacción está catalizada por un enzima distinto. Las transformaciones posteriores del ácido pirúvico, de las cuales sólo se muestran dos omitiendo varios pasos de reacción, varían ampliamente entre organismos distintos. Obsérvese que la substancia NAD (nicotinamida-adenín-dinucleótido) es reciclada, siendo reducida en primer lugar a NADH y oxidada de nuevo a NAD.

rúvico se transforma en ácido láctico cuando la ausencia de oxígeno impide la respiración. En las células vegetales, las levaduras y algunas otras bacterias, el ácido pirúvico se convierte en dióxido de carbono y en etanol a bajas concentraciones de oxígeno. Esta vía es la de la producción del vino, cerveza y demás bebidas alcohólicas. Muchas bacterias fermentadoras convierten el ácido pirúvico en otros productos finales, fundamentalmente ácidos orgánicos.

Las bacterias fermentadoras abundan hoy, tanto en suelos y aguas como en plantas de tratamiento de desechos, donde degradan basuras y en las cubas de vino y de vinagre, donde producen ácido acético y etanol. Se pueden considerar modelos vivos del modo de vida del Arqueano, dado que no han cambiado desde la aparición de sus antecesores en dicho período. Dos de los grupos más importantes de fermentadores, las bacterias del ácido láctico y los clostridios parecen ser los más similares a las primeras células. De las bacterias del ácido láctico (*Lactobacillus, Streptocuccus* y otros géneros) se obtiene ácido láctico como producto final de la fermentación; son las bacterias que agrían la leche, producen el yogur y dan sabor a algunos quesos. Los clostridios (todos los miembros del amplio género *Clostridium*) viven en la tierra, el polvo, el agua y en el tracto intestinal de animales y humanos. Algunos clostridios pueden producir graves enfermedades en los seres humanos. Muchas bacterias del ácido láctico toleran la exposición al oxígeno, pero no lo usan metabólicamente; los clostridios no pueden crecer en presencia de oxígeno. Distintas especies de clostridios y de bacterias del ácido láctico han desarrollado muchas formas diferentes de supervivencia a través de la fermentación. Lo más corriente es que comiencen con algún azúcar (sacarosa, glucosa, lactosa, manosa o arabinosa) o con algún compuesto como la celulosa o el almidón, formados por moléculas de azúcar enlazadas entre sí. Otros compuestos iniciales pueden ser aminoácidos, alcoholes (como el etanol, ribitol, y manitol) y ácidos (como el ácido linoleico, un componente de las grasas).

La fermentación es una forma de metabolismo ineficiente: los productos finales que se excretan como residuos al medio, contienen todavía energía. A medida que pasaba el tiempo se desarrollaron microorganismos que podían utilizar los diferentes productos energéticos de desecho de los primeros fermentadores. Los productos finales de la fermentación de algunas especies se convirtieron en iniciales, la comida para otros. Este tipo de cadenas tróficas fermentadoras existe todavía en marismas y en sedimentos de lagos. Por ejemplo, las bacterias del ácido acético generan ácido acético como producto residual de su fermentación de azúcares. Otras bacterias convierten el ácido acético en ácido láctico o en dióxido de carbono y agua.

Los clostridios han desarrollado además de numerosas vías de fermentación otras estrategias metabólicas; entre ellas, quizás, la más importante sea la fijación del nitrógeno, la incorporación del nitrógeno de la atmósfera a los compuestos orgánicos nitrogenados de las células. En este proceso, el nitrógeno inerte de la atmósfera se convierte primero en amoníaco, y luego en nitrato (NO_3^-). Estos com-



puestos nitrogenados orgánicos van a constituir los aminoácidos de las proteínas y las bases nitrogenadas del DNA y RNA. En el metabolismo de los clostridios, la degradación de estas moléculas libera aminas volátiles y gas nitrógeno. Si la fijación de nitrógeno no tuviera lugar, la mayoría del nitrógeno acabaría estando en la atmósfera y la vida sobre la Tierra moriría por falta de nitrógeno.

La molécula de gas nitrógeno se compone de dos átomos estrechamente enlazados (N_2); para romper el enlace entre estos dos átomos se necesitan enormes cantidades de energía. El proceso industrial de fijación del nitrógeno atmosférico (sobre todo para fabricar fertilizantes) se realiza a 500° C y a una presión de al menos 300 veces la atmosférica. La fijación biológica requiere el gasto de entre 6 y 18 moléculas de ATP por cada molécula de nitrógeno fijada. No todos los organismos son capaces de tal hazaña y, de hecho, no lo es ningún eucarionte: todos los animales y plantas dependen de la capacidad de fijación de ciertos procariontes. Sin embargo, los clostridios no son los únicos procariontes que pueden fijar nitrógeno; quizás los mejor estudiados, debido a su importancia para la agricultura, sean las bacterias del género *Rhizobium*, que infectan benignamente las raíces de leguminosas (guisantes y judías). Las cianobacterias (algas azules) también fijan nitrógeno y además realizan la fotosíntesis.

En todos estos organismos la fijación del nitrógeno es catalizada por complejos enzimáticos muy parecidos: el complejo se llama nitrogenasa. El suministro de átomos de hidrógeno se produce a través de moléculas proteínicas transportadoras que contienen hierro y azufre denominadas ferrodoxinas (véase la Figura 2-8). En

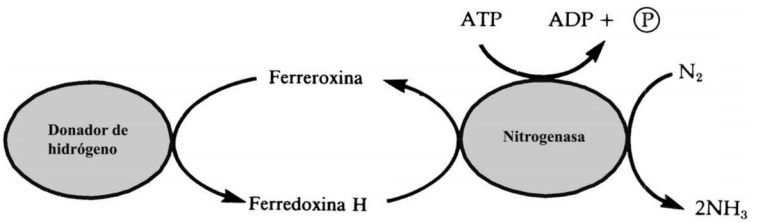


Figura 2-8. Diagrama esquemático de la fijación biológica del nitrógeno. En realidad no se produce amoníaco libre (NH_3). Sin embargo, la ruptura de la molécula de nitrógeno y la reacción de los átomos de nitrógeno con hidrógeno son pasos esenciales en la producción de compuestos orgánicos nitrogenados.

los clostridios, los átomos de hidrógeno se extraen de compuestos orgánicos durante la fermentación o se obtienen directamente del gas hidrógeno que puede existir en los sedimentos. Las cianobacterias los obtienen de las moléculas de agua rotas en el proceso fotosintético. Incidentalmente, las ferredoxinas juegan también un papel importante en la fotosíntesis, pero ésto se debe a un desarrollo posterior. Los clostridios, primitivos fermentadores, fueron los que primero desarrollaron las ferrodoxinas y nitrogenasas. En la actualidad, junto a otros grupos de evolución más tardía que también adquirieron esta innovación del Arqueano, los clostridios continúan suministrando compuestos orgánicos nitrogenados a toda la biosfera.

Cadenas de transporte de electrones y anillos de porfirina

Una vez que la reproducción celular comenzó a funcionar satisfactoriamente, el abastecimiento para cubrir los requisitos químicos para el mantenimiento de la vida impuso los límites a la cantidad de materia viva que podía producirse. Las células habrían agotado todos los nutrientes a la misma velocidad a la que eran generados por el Sol. Quizá, la vida hubiera terminado en este punto si no se hubieran desarrollado nuevas estrategias autotróficas productoras de nutrientes o, en el mejor de los casos, se habría mantenido dispersa, en precario equilibrio con la escasa producción no biológica de nutrientes orgánicos.

La primera de las nuevas vías metabólicas que se puede considerar como un paso adelante en el camino hacia la autotrofia se desarrolló en un grupo de bacterias representadas por el género *Desulfovibrio*. Los desulfovibrios y otras bacterias parecidas (*Desulfotomaculum* y *Desulfuromonas*) viven en sedimentos anaeróbicos con materia orgánica y sulfato (SO_4^{2-}), en lodos del fondo de los lagos y corrientes de agua y a lo largo de las costas marinas. Estos microorganismos fermentan compuestos orgánicos tales como los ácidos láctico y pirúvico y producen ácido acético y convierten el sulfato en sulfuro (S^{2-}); éste puede ser liberado como sulfhídrico (H_2S) o como sulfuro de dimetilo (H_3CSCH_3), gases con un olor parecido al de los huevos podridos o al de algas en descomposición. Los desulfovibrios y sus semejantes pueden también fermentar en ausencia de sulfato, pero obtienen más ATP de sus nutrientes si pueden simultáneamente convertir sulfato a sulfhídrico. Su contribución más notable fue ésta: producir ATP transfiriendo electrones de alta energía desde las vías fermentadoras hasta el sulfato (véase la Figura 2-9).

Todas las reacciones químicas suponen una transferencia de electrones. Por ejemplo, cuando los átomos de hidrógeno y oxígeno se combinan para formar agua,

$$2H + O \longrightarrow H_2O$$

el electrón que cada átomo de hidrógeno aporta a la asociación está la mayor parte del tiempo cerca del átomo de oxígeno. Convencionalmente se dice que los átomos de hidrógeno se han oxidado y que el átomo de oxígeno se ha reducido. En general, la reducción es la adición de electrones a un átomo o molécula y la oxidación es

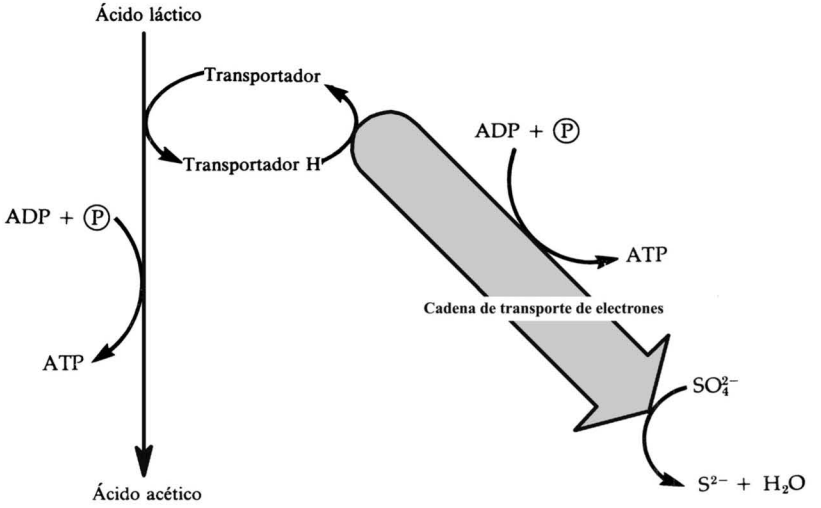


Figura 2-9. Existen algunas bacterias anaeróbicas que no solamente fermentan el ácido láctico a acético (se han omitido los pasos intermedios), sino que también producen ATP mediante la reducción del sulfato (SO_4^{2-}) a sulfuro (S^{2-}). Debido a que los sulfuros metálicos son prácticamente insolubles en agua, los metales disueltos precipitan en presencia de sulfuro. Por esta razón este tipo de bacterias pueden haber contribuido a la formación de muchos de los depósitos sedimentarios de menas metálicas del mundo.

la sustracción de los mismos. El oxígeno en sí no necesita estar involucrado y la transferencia de electrones no tiene por qué ser completa. De hecho, en la mayoría de las moléculas de agua no lo es, ya que los electrones todavía permanecen parte del tiempo cerca de los átomos de hidrógeno. Ocasionalmente, sin embargo, las moléculas de agua completan la transferencia y se dividen:

$$H_2O \rightarrow H^+ + HO^-$$

en un átomo de hidrógeno sin electrones y, por ello, cargado positivamente (un protón o ion de hidrógeno) y en un ion hidroxilo con carga negativa. Cualquier muestra de agua contiene estos iones. En el interior acuoso de la célula, los electrones transeúntes (cargados negativamente) son capturados por los iones de hidrógeno. De esta manera, para los sistemas biológicos la reducción es equivalente a la adición de átomos de hidrógeno, mientras que la oxidación equivale a sustraerlos. Por ejemplo, en las bacterias fijadoras de nitrógeno, el nitrógeno se reduce a amoníaco (NH_3) mientras que la fuente de hidrógeno se oxida.

De la misma manera, los desulfovibrios reducen el sulfato a sulfhídrico y agua y oxidan ciertas moléculas en las vías fermentadoras. Los electrones con alta energía o los átomos de hidrógeno, no pasan directamente de las moléculas orgánicas oxidadas al sulfato, sino que se trasladan gradualmente por una cadena de transporte de electrones, una especie de escalera en la que cada peldaño fuera una molécula capaz de oxidarse y reducirse alternativamente. Cuando una molécula de la cadena recibe un electrón se reduce y a continuación se oxida, volviendo a su estado anterior conforme transfiere el electrón al siguiente miembro de la cadena. Cada transferencia de electrones se cataliza por la acción de un enzima específico y la energía liberada en alguna de las transferencias se utiliza para formar ATP. En los desulfovibrios, el último miembro de la cadena transfiere el electrón al sulfato.

La invención de este tipo de cadenas ha tenido consecuencias incalculables. Son parte indispensable de la maquinaria fotosintética de las bacterias, algas y plantas, lo mismo que de la respiración, que es la vía metabólica de producción de ATP en todos los eucariontes. Las moléculas que componen las cadenas de transporte de electrones son parecidas en casi todos los organismos, tanto los enzimas como los transportadores de electrones en sí. Algunos son pequeños compuestos orgánicos con no más de unas pocas docenas de átomos de carbono. Otros son proteínas, tales como las ferredoxinas y los citocromos.

La capacidad de transporte de electrones de un citocromo se debe a la porfirina, un pequeño compuesto en forma de anillo adherido a la cadena de proteínas del citocromo (véase la Figura 2-10). En los citocromos, el centro del anillo está

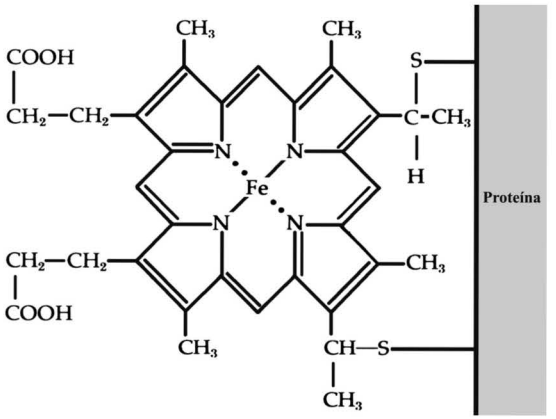


Figura 2-10. El grupo hemo de los citocromos. El átomo de hierro se halla ionizado, bien en forma de hierro férrico (Fe^{3+}) bien en la de hierro ferroso (Fe^{2+}). El hierro alterna entre ambos estados de oxidación aceptando y donando electrones.

ocupado por un átomo de hierro. El complejo de porfirina y metal se denomina grupo hemo, que también se encuentra en la hemoglobina de la sangre. A causa de la alternancia de enlaces dobles y sencillos alrededor del grupo hemo, los electrones pueden viajar con bastante libertad por toda la molécula. En especial, pueden trasladarse entre el átomo de hierro y el borde del anillo. En los citocromos, la cadena de proteínas envuelve casi por completo al grupo hemo, que de esta forma presenta un solo borde expuesto al exterior (véase la Figura 2-11). Cuando una molécula transportadora presenta un electrón a este borde, el electrón se traslada rápidamen-

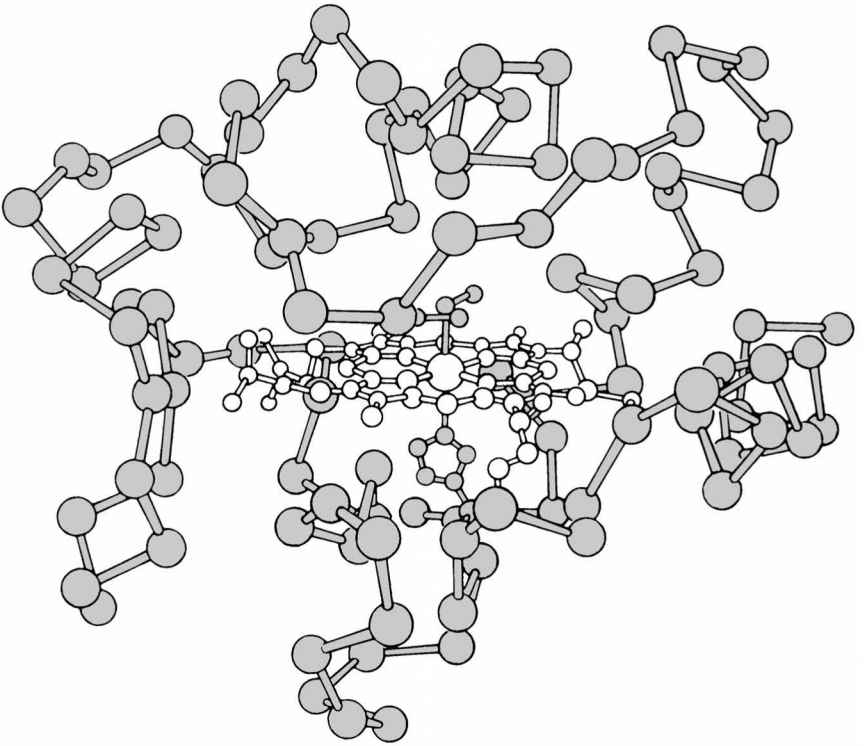


Figura 2-11. Modelo de la molécula de citocromo *c* del atún. Los átomos blancos representan los átomos del grupo hemo. Cada esfera gris grande representa un aminoácido de la proteína. Las esferas grises pequeñas representan átomos individuales de los aminoácidos que se hallan a ambos lados del átomo de hierro (esfera blanca grande), en el centro del grupo hemo. Aunque difieren en pequeños detalles, las moléculas de citocromo *c* de todos los organismos estudiados, sean bacterias algas o atunes, tienen una estructura similar. (Dibujo de Laszlo Meszoly.)

te al centro del anillo y reduce el átomo de hierro. De forma similar, un átomo reducido de hierro puede fácilmente liberar un electrón a través del borde expuesto del grupo hemo.

Los complejos de porfirinas y proteínas, tales como los citocromos tienen que haber aparecido muy pronto en la evolución, posiblemente en los orígenes de los propios desulfovibrios, pero después de la aparición de las bacterias fermentadoras. Los clostridios y otras células que sólo son capaces de realizar la fermentación carecen de porfirinas.

El anillo de porfirina fue un prerrequisito para que pudiera producirse el desarrollo evolutivo que liberó a las células de su dependencia de los nutrientes preformados: la fotosíntesis. Todos los organismos fotosintéticos contienen alguna forma de clorofila, pigmento* verde compuesto por un anillo de porfirina, que contiene un átomo de magnesio, con una larga cola (véase la Figura 2-12). De esta

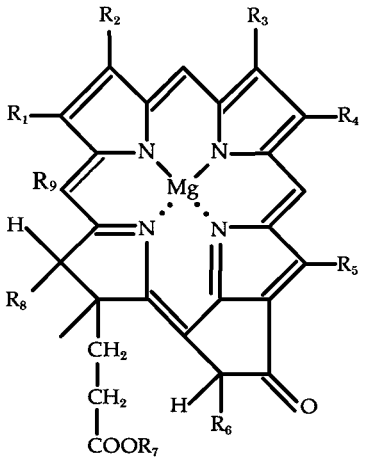


Figura 2-12. La clorofila es un anillo de porfirina con un átomo de magnesio (Mg) en el centro. Las clorofilas de distintos organismos difieren ligeramente en los grupos químicos (aquí representados por las R) adheridos al exterior del anillo de porfirina. La mayoría de ellos son pequeños grupos de átomos, tales como CH_3 y COOH, pero el R_7 es siempre una cadena muy larga de átomos de carbono (hasta 20) y de átomos de hidrógeno. Se cree que esta "cola" fija la molécula a las membranas tilacoides (véase la Figura 2-13).

*Los pigmentos son compuestos que absorben fuertemente ciertas longitudes de onda de la luz blanca y, por lo tanto, reflejan el resto del espectro visible. Como la clorofila absorbe la luz azul y roja, refleja la verde.

manera la aparición de la fotosíntesis fue posible por la evolución anterior de las porfirinas con magnesio y de los citocromos que las células también necesitan para realizar la fotosíntesis. Los primeros organismos fotosintéticos evolucionaron por lo tanto, de bacterias que ya contenían los enzimas necesarios para la síntesis de los complejos porfirina-proteína, bacterias que probablemente serían similares a las reductoras del sulfato.

Fotosíntesis

La evolución de la fotosíntesis puede reconstruirse parcialmente estudiando las formas bacterianas que no han desaparecido. Las bacterias fotosintéticas anaeróbicas que viven en lodazales pobres en oxígeno y en salinas son las supervivientes de una variedad que debió haber estado mucho más extendida en sus orígenes. Los tres tipos modernos de bacterias son las bacterias verdes del azufre, las bacterias rojas del azufre y las bacterias rojas que no utilizan compuestos reducidos del azufre. El sentido de estas denominaciones se explicará más adelante. Estas bacterias contienen distintos tipos de clorofilas: bacterioclorofila *c*, *d* y *e* (que corresponde a las bacterias verdes del azufre) y bacterioclorofila *a* y *b* (que corresponde a las bacterias rojas del azufre). Además contienen *carotenoides*, pigmentos rojos y amarillos que funcionan como accesorios: pueden absorber luz de longitudes de onda que las clorofilas no absorben y transferir la energía absorbida a estas últimas. El conjunto de varios pigmentos, otros lípidos y proteínas constituyen las membranas fotosintéticas llamadas tilacoides (véase la Figura 2-13).

El proceso fotosintético se compone de dos conjuntos distintos de reacciones químicas en todos los organismos fotosintéticos. Sólo el primer conjunto utiliza directamente la luz; la fase lumínica. Cuando una molécula cualquiera absorbe luz, sus electrones saltan a un estado de energía más alto. ¿Qué sucede con esta energía? En la mayoría de los casos, la molécula excitada emite la energía en forma de luz o calor regresando a su estado normal no excitado. De hecho, las moléculas de clorofila que no están en el interior de una célula (por ejemplo, las disueltas en alcohol) hacen justamente eso, emiten fluorescencia durante algún tiempo después de haber estado expuestas a la luz. Sin embargo, en las células fotosintéticas cuyas moléculas de clorofila están empaquetadas todas juntas en unidades, una molécula excitada pasará su energía a otra adyacente. Este proceso continúa hasta que la energía alcanza a una molécula de clorofila especial (una en cada unidad) llamada centro de reacción. Como las moléculas de pigmentos están imbricadas ordenadamente en cadenas de transporte de electrones en las tilacoides, los electrones de alta energía pasan fácilmente de los centros de reacción excitados a dichas cadenas, las cuales generan ATP (véase la Figura 2-14).

En la célula fotosintética, las cadenas de transporte de electrones pueden ser de dos tipos. En uno los electrones usados, una vez cedida su energía para formar ATP, sencillamente regresan a una molécula oxidada de clorofila. En el otro, utilizado con mayor frecuencia, no toda la energía de los electrones excitados se usa

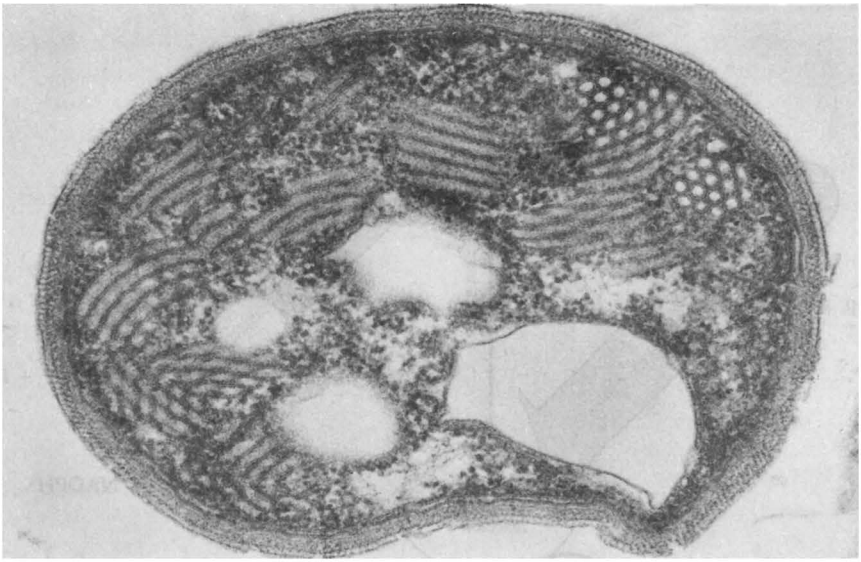
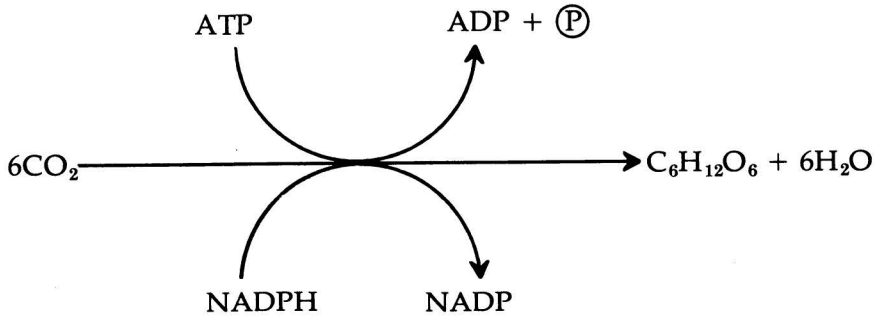


Figura 2-13. Bacteria fotosintética roja del azufre, probablemente del género *Thiocapsa*. Las membranas tilacoides aparecen en sección longitudinal como grupos de líneas paralelas cortas. En sección transversal son poligonales. La célula tiene unos dos micrómetros (millonésimas de metro) de longitud. (Por cortesía de David Chase, Sepulveda Veterans Administration Hospital, Sepulveda, California.)

para formar ATP. Los electrones que aún conservan cierta energía, se transfieren a una molécula de NADP (nicotinamida-adenín-dinucleótido fosfato) que se reduce a NADPH. Este compuesto orgánico reducido sirve como fuente de energía y de átomos de hidrógeno en el segundo conjunto de reacciones fotosintéticas.

Una vez que las reacciones de la fase lumínica han producido ATP y NADPH, el segundo grupo de reacciones, los de la fase oscura, pueden efectuar, con independencia de la luz solar, la reducción del dióxido de carbono a compuesto tales como la glucosa. En las bacterias existen varias vías diferentes para fijar CO_2, entre las que se incluye:



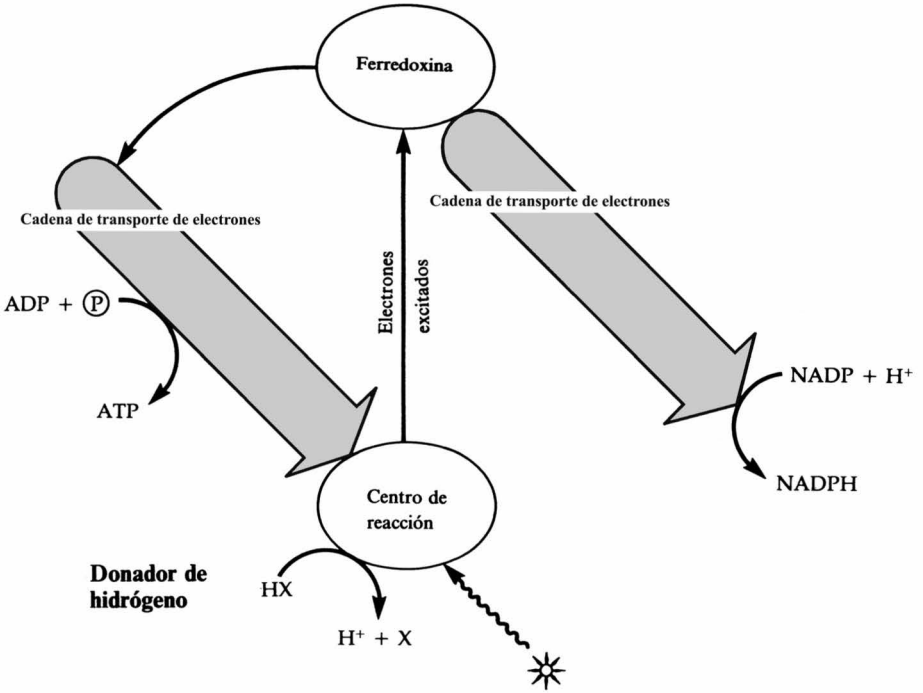


Figura 2-14. Diagrama de las rutas que siguen los electrones excitados por la luz en una bacteria fotosintética anaeróbica. Algunos de los electrones circulan por una cadena de transporte de electrones que produce ATP y devuelve los electrones al centro de reacción. Esta vía se denomina fotofosforilación cíclica. La otra vía, a la derecha, cede los electrones a una molécula de NADP que entonces se combina con un ion de hidrógeno (H^+, siempre presente en el agua) para formar NADPH. Mediante la ruptura de un compuesto de hidrógeno (HX) se reabastece al centro de reacción de electrones y al ambiente acuoso de iones de hidrógeno. Según el organismo, HX puede ser sulfhídrico (H_2S), que es un compuesto orgánico, o bien gas hidrógeno (H_2).

Las células o bien utilizan los compuestos de carbono generados durante las reacciones de la fase oscura para formar el material celular o bien lo almacenan para su uso posterior. La crisis de alimentos del Arqueano se superó gracias al desarrollo de la capacidad para convertir dióxido de carbono de la atmósfera en alimento almacenado, característica de todos los fotosintetizadores —desde las bacterias rojas del azufre hasta las actuales secuoyas gigantes. Al acumular en su propio cuerpo reservas de nutrientes, los fotosintetizadores proporcionaron comida a los heterótrofos que dependían de ellos. Es muy posible que las comunidades de microorganismos fotosintéticos y los heterótrofos que dependían de ellos prosperaran a lo

largo del Arqueano. Las enormes cantidades de pizarra y sílex ricas en carbono —seguramente residuos de fotosintetizadores— encontradas en África meridional por Barghoorn y el geólogo de Alemania Occidental, Thomas Reimer, indican que estas comunidades existieron en abundancia hace por lo menos 3400 millones de años. Algunas rocas de tal antigüedad tienen filones de carbón tan extensos que se parecen a los filones de carbón formados a partir de los bosques tropicales 3000 millones de años más tarde.

Para que se produzca la fotosíntesis es preciso que las células dispongan de una fuente de átomos de hidrógeno para reducir el dióxido de carbono. Las bacterias rojas y verdes del azufre toman los átomos de hidrógeno del sulfhídrico producido volcánica o biológicamente y generan azufre como producto residual (de aquí su nombre). Las bacterias que no utilizan compuestos reducidos del azufre toman átomos de hidrógeno de compuestos orgánicos como el etanol, el ácido láctico o el ácido pirúvico y del propio gas hidrógeno (H_2). Los átomos de hidrógeno se rompen y separan de estas fuentes cuando un centro de reacción absorbe la energía lumínica.

Las bacterias vecinas también pueden proporcionar hidrógeno como producto residual de sus procesos de fermentación. Este tipo de ciclos se producen todavía en ambientes anaeróbicos tales como fangos iluminados, suelos, salinas y lagos anaeróbicos. En el Arqueano anaeróbico, el sulfhídrido y los compuestos con hidrógeno debieron abundar más y ser más estables que hoy, dado que ahora, al reaccionar con el oxígeno del aire, se oxidan formando agua, dióxido de carbono y óxidos de azufre. Sin embargo, el mayor logro sería la utilización del hidrógeno del agua, fuente mucho más estable y abundante que los compuestos orgánicos o el sulfhídrico. Cuando las cianobacterias desarrollaron la capacidad de romper la molécula de agua para obtener sus hidrógenos, como describiré en el siguiente capítulo, se convirtieron en un grupo con un éxito espectacular.

Nuevos peligros

Los organismos fotosintéticos necesitan luz y por ello las células fotosintéticas primitivas tuvieron que desarrollar rápidamente la capacidad de detectar las zonas luminosas y de trasladarse hacia ellas. De hecho, todos los microorganismos móviles no nadan al azar sino que se mueven acercándose tanto hacia la luz como hacia la comida y alejándose en cambio de ácidos, venenos y otras amenazas ambientales. Parece probable que la combinación de la motilidad con un sistema de detección químico sencillo, surgiera en un período antiquísimo. En los fangos anaeróbicos del Arqueano los microorganismos heterotróficos que pudieran cazar su propia comida debieron tener enormes ventajas sobre sus competidores inmóviles. Más tarde, las células fotosintéticas anaeróbicas pudieron buscar emplazamientos mejor iluminados y así incrementar su producción fotosintética.

Pero existía un peligro. Junto a la luz visible que necesitaban las bacterias llegaba la luz ultravioleta más potente y peligrosa. Los ácidos nucleicos y proteínas

de las células absorben la luz ultravioleta, que rompe los enlaces químicos y puede llegar a causar la muerte de la célula. Los organismos no fotosintéticos podían evitar este problema simplemente buscando la oscuridad, pero ésta no era una solución válida para los fotosintetizadores.

Se han hallado diferentes mecanismos de protección contra la radiación ultravioleta en los organismos vivientes; algunos de ellos son probablemente reliquias de un tiempo en el que la radiación constituía una amenaza mucho más severa. Algunos microorganismos han desarrollado mecanismos de protección semejantes a los que proporcionan las gafas de sol. Viven en disoluciones ricas en determinadas sales, tales como el nitrato sódico, o bajo la arena y otras sustancias que absorben la luz ultravioleta pero dejan pasar la luz visible. Otros han desarrollado mecanismos parecidos a ponerse morenos; sintetizan pigmentos que absorben la radiación ultravioleta.

Por último, algunas células viven en comunidades que forman tapetes que las protegen de la radiación solar no deseada. Las células que se hallan en la parte superior mueren, seguramente por excesiva exposición a la radiación solar, pero sus cadáveres protegen entonces a las capas inferiores de microorganismos. Muchas estructuras de este tipo, llamadas estromatolitos persisten desde antes del período Cámbrico. Los estromatolitos son una fuente importante de conocimiento acerca de la vida en el Arqueano, como se describirá en el capítulo siguiente.

Las células, además de protegerse contra la excesiva radiación que pudiera dañar sus ácidos nucleicos, desarrollaron también formas de reparar los daños sufridos. Sin duda ya desde muy pronto, las células desarrollaron también ciertas DNA polimerasas y otros enzimas que les permitían reparar el material genético dañado en la misma forma en que el DNA se replica durante la reproducción celular: leyendo la secuencia de nucleótidos de una cadena para detectar y reparar los defectos de la cadena complementaria. En algunos organismos estos enzimas tienen que activarse mediante luz visible. Si inmediatamente después de la radiación ultravioleta dichos organismos permanecen en la oscuridad, el DNA no se repara, mientras que el daño es mínimo si reciben luz visible inmediatamente después.

En el período Arqueano los enzimas reparadores debieron ser indispensables para las bacterias fotosintéticas. La ausencia de oxígeno libre significaba que no existía la capa de ozono en las zonas superiores de la atmósfera para bloquear la penetración de la luz ultravioleta de longitud de onda corta, que pudiera dañar el DNA. En la actualidad sólo las radiaciones ultravioletas de longitud de onda más larga y la luz visible pueden penetrar libremente en la atmósfera, pero, aún así, casi todos los organismos tienen todavía enzimas para reparar los daños producidos en el DNA por la radiación ultravioleta. ¿Por qué persisten estos enzimas sin función alguna en la replicación del DNA, dos mil millones de años después de la formación de la capa de ozono? Posiblemente, este método tan elaborado de protección frente a la peligrosa radiación ultravioleta ha persistido porque hizo posible la aparición de otra innovación evolutiva: la primera sexualidad.

La primera sexualidad

Todas las bacterias descritas se reproducen directamente por división. La célula materna produce una nueva copia de su única molécula de DNA, que, como la antigua, se adhiere a la membrana celular interna. Ambas moléculas, tanto la antigua como la nueva, se separan en dos genóforos (portadores genéticos) conforme la membrana va creciendo. Finalmente, la célula llega a sintetizar una nueva pared transversal que la divide por la mitad y las dos células hijas se separan mediante fisión; división celular directa y simétrica.

Algunas bacterias se reproducen por gemación. La célula materna produce una pequeña célula hija adherida, que contiene una dotación completa de material celular, incluyendo una copia de los genes maternos. La célula hija crece hasta alcanzar el tamaño de la progenitora y entonces se separa de ella.

Por último, ciertas bacterias han desarrollado la capacidad de formar una espora interna cuyas paredes envuelven el material genético de la célula materna. Las paredes de esta espora experimentan una alteración química que les permite soportar largos períodos de desecación, calor y falta de nutrientes. Una vez que la alteración química se ha completado, la célula se desintegra, liberando la espora que posteriormente germinará formando una nueva célula, cuando las condiciones sean favorables.

Las bacterias que así se reproducen tienen un solo progenitor y reciben de él todos sus genes. La reproducción con un solo progenitor se denomina asexual. Algunas bacterias han desarrollado una especie de proceso sexual llamado recombinación o conjugación bacteriana, mediante el cual la descendencia contiene genes de dos progenitores. Cuando dos bacterias de cepas compatibles se encuentran, se forma entre ellas un delgado puente de material celular. A través de éste, una de las bacterias, llamada donadora, transfiere parte de su DNA a la otra, llamada receptora (véase la Figura 2-15). La cantidad de DNA que se transfiere varía mucho, desde sólo un gen hasta una copia completa de los genes de la donadora. Por definición, o mejor dicho, por analogía, se considera macho a la célula donadora y hembra a la receptora. Después de la conjugación, el receptor, ahora convertido en célula hija, se denomina recombinante. En algunos casos la célula donadora muere después de haber transferido sus genes. A diferencia de la descendencia de animales y plantas, la bacteria recombinante rara vez recibe exactamente la mitad de sus genes de cada progenitor.

Después de la conjugación las piezas de DNA de cada progenitor se unen para formar una nueva molécula de DNA. Esta unión necesita algunos de los mismos enzimas usados para reparar el DNA dañado por la luz ultravioleta. Evidentemente, la sexualidad pudo originarse en ese sentido limitado porque se había encontrado la forma de que las cadenas rotas de DNA pudieran recombinarse después de haber sido dañadas por la luz ultravioleta. La recombinación proporcionó a las poblaciones bacterianas un medio de responder con rapidez a las condiciones cambiantes, y por consiguiente amenazadoras, del ambiente: los genes con valor adap-

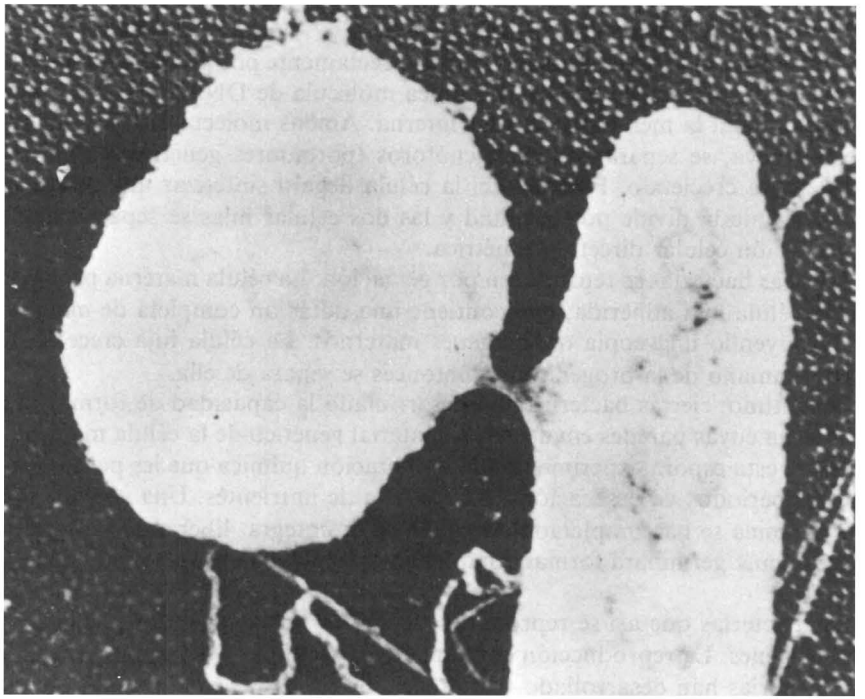


Figura 2-15. Conjugación entre células donante ("macho") y receptora ("hembra") de *Escherichia coli*, bacteria muy abundante en el intestino humano. La célula receptora es la alargada. (Por cortesía de T. F. Anderson, E. L. Wollman y F. Jacob, Institute for Cancer Research, Philadelphia.)

tativo pudieron pasar fácilmente de una bacteria a otra. A partir de ese momento, ya no fue necesario esperar a que se produjeran mutaciones permanentes y favorables en un único organismo y en sus descendientes.

Ecología sin oxígeno

Ciertamente, los cambios en el ambiente hicieron que la vida cambiara, pero a su vez, también los cambios en la vida produjeron alteraciones del medio. Una vez que la vida apareció sobre la Tierra, el planeta no volvió ya a ser el mismo. Los microorganismos vivos interaccionaron con los sedimentos de la superficie y con la atmósfera, acelerando y regulando los más importantes ciclos de los elementos químicos. Una de las diferencias más llamativas entre la Tierra y sus dos planetas vecinos, por ejemplo, es la menor proporción de dióxido de carbono en la atmósfera terrestre (véase la Tabla 2-1). Al menos parte de tal empobrecimiento relativo

Tabla 2.1. Porcentajes de algunos gases en las atmósferas de Venus, La Tierra y Marte

Gas	Venus	La Tierra	Marte
Dióxido de carbono	98	0,03	95
Nitrógeno	1,9	79	2,7
Oxígeno	trazas	21	0,1

es producto de la transferencia de dióxido de carbono del aire a los sedimentos, hace miles de millones de años, por microorganismos anaeróbicos tales como los clostridios, desulfovibrios y fotosintetizadores anaeróbicos, todos los cuales fijan dióxido de carbono.

Los biólogos han podido trazar un esquema aproximado de los intercambios microbianos de gas en el período Arqueano, a partir de las propiedades metabólicas de las células anaeróbicas que han sobrevivido hasta el momento presente (véase la Figura 2-16). Las células necesitaban, y todavía necesitan, los siguientes elementos esenciales para la vida: hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno, fósforo y azufre. Estos elementos tenían que llegar a los organismos en forma química utilizable. Los que estaban ligados en las rocas, como por ejemplo el carbono lo está en las pizarras, serían inútiles para los seres vivos. Los fluidos de la Tierra, la atmósfera o la hidrosfera, tenían que transportarlos para que fueran útiles. Los volcanes del Arqueano vomitaban gases hidrógeno y nitrógeno a la atmósfera y muchas células primitivas podían absorber estos elementos directamente del aire en el que también abundaban el dióxido de carbono, el metano y el sulfhídrico. Los elementos también circulaban en compuestos solubles en agua, tales como amonio (NH_4^+), nitratos (NO_3^-), nitritos (NO_2^-), dióxido de carbono, sulfatos y fosfatos. El fósforo también circulaba a través del aire en partículas, tales como esporas. Incluso en la actualidad, algunos de estos ciclos, por ejemplo el del nitrógeno, solamente pueden cerrarse mediante la acción de las bacterias anaeróbicas.

Los microorganismos anaeróbicos del presente, semejan tribus de gentes perdidas en áreas remotas, totalmente aisladas del resto del mundo, puesto que han desarrollado respuestas a condiciones químicas y geológicas que probablemente no han vuelto a existir a escala mundial desde los comienzos del Arqueano. Los organismos que les sucedieron, como veremos en el siguiente capítulo, añadieron a los principales ciclos biológicos de la Tierra un gas poderosamente reactivo: el oxígeno, y las células anaeróbicas tuvieron que refugiarse en lodazales y otros rincones sin oxígeno, donde todavía constituyen eslabones esenciales en el reciclado, tanto de gases como de compuestos solubles, a través de las aguas y de la atmósfera. Aunque sean reliquias del pasado, nosotros, el resto de la vida, no podríamos sobrevivir si se extinguieran.

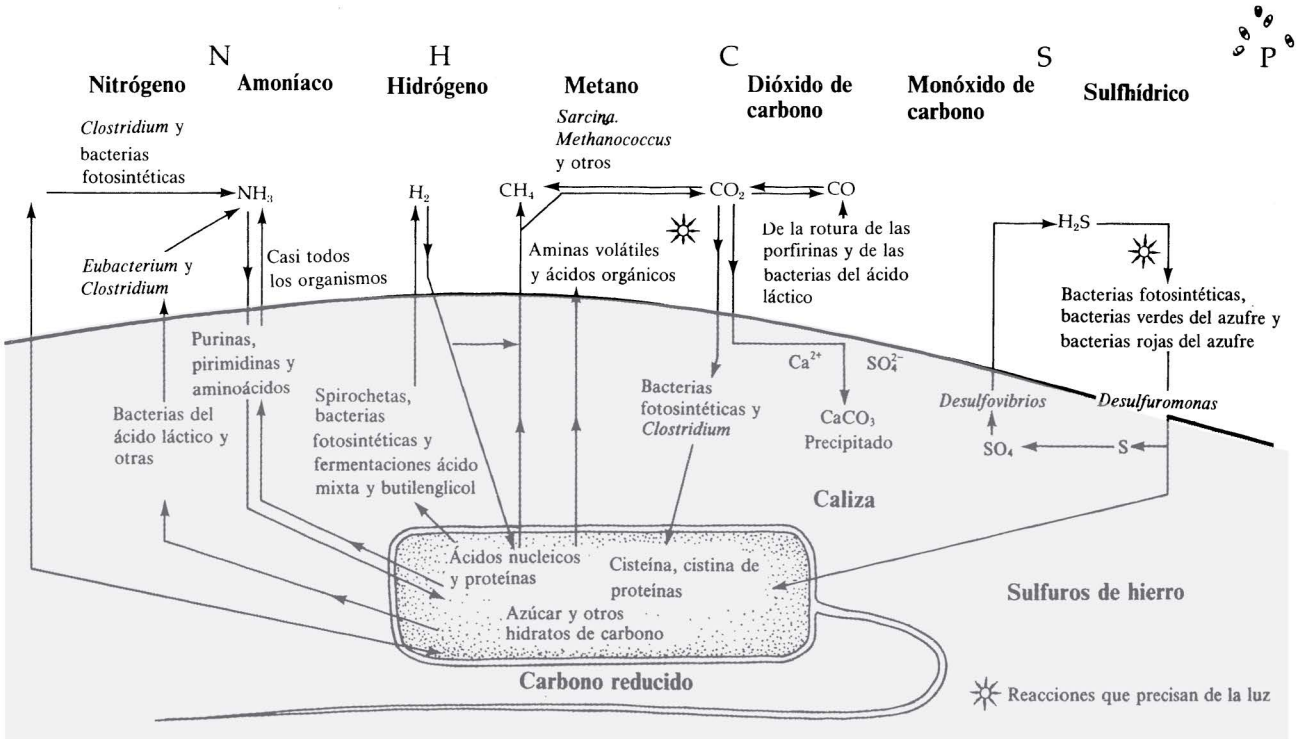


Figura 2-16. Modelo de los ciclos de los elementos esenciales en un mundo sin oxígeno libre. La línea oscura que cruza el diagrama representa un horizonte, por encima del cual está la atmósfera y por debajo, el agua y los sedimentos. Como el fósforo no tiene fases gaseosas, exceptuando quizá la fosfina (PH_3), puede haberse esparcido en la atmósfera en esporas y otras partículas biológicas. (Procedente de L. Margulis, *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1981.)

Lecturas recomendadas

Brock, T. D., D. N. Smith y M. T. Madigan. *Biology of Microorganisms*. 4ª Edición. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall, 1984. (Hay traducción castellana de la segunda edición americana: *Biología de los Microorganismos*. Editorial Omega, S.A., Barcelona, 1978.)

Day, W. *Genesis on Planet Earth*. East Lansing, Michigan: House of Talos, 1979.

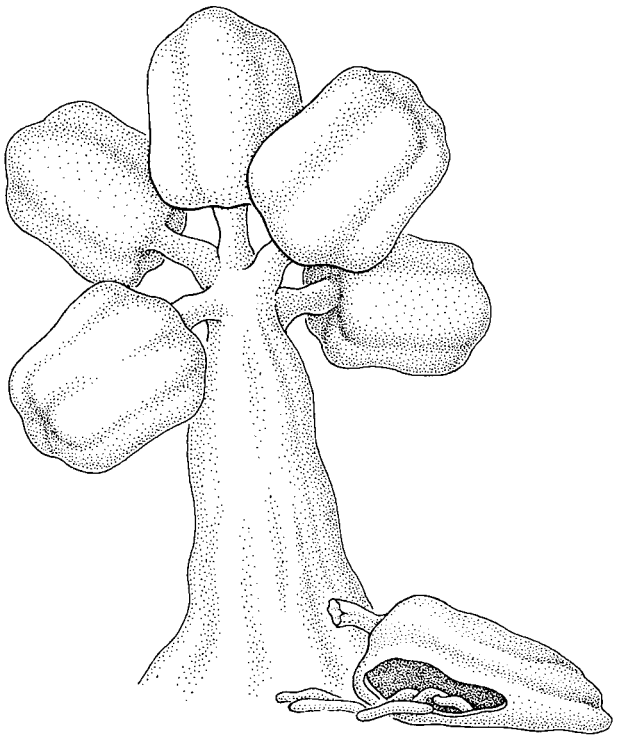
Haldane, J. B. S. *The Origin of Life*. 1929. (Reproducido en J. D. Bernal, *The Origin of Life*. Cleveland: World, 1967.)

Oparin, A. I. *The Origin of Life*. 1924. (Traducido del ruso y reproducido en J. D. Bernal, *The Origin of Life*. Cleveland: World, 1967) (Hay traducción castellana de la tercera edición rusa: *El origen de la vida sobre la Tierra*. Editorial Tecnos, S.A. Madrid, 1970.)

Sieburth, J. M. *Sea Microbes*. New York: Oxford Univ. Press, 1979.

CAPÍTULO 3

La vida con oxígeno



Al comenzar la vida en los mares Arqueanos, las células podían crecer y reproducirse, simplemente utilizando los compuestos orgánicos disponibles en su entorno. Más tarde, conforme disminuían los compuestos orgánicos producidos prebióticamente, se desarrollaron las bacterias fotosintéticas anaeróbicas y, así, la vida se independizó de los nutrientes preexistentes. Los microorganismos se diversificaron, en muchas comunidades presentes en lodazales las células desarrollaron numerosas estrategias metabólicas, entre las que se encontraban la fermentación, la reducción de sulfatos y la fotosíntesis anaeróbica.

Pero de nuevo se produjo una escasez, esta vez de agentes reductores, que amenazaba la existencia de la vida. Las fuentes de hidrógeno de las que dependían las células fotosintéticas (hidrógeno, sulfhídrico y moléculas orgánicas con hidrógeno) se empobrecían al escapar el propio hidrógeno al espacio. Como respuesta, las células desarrollaron un nuevo tipo de fotosíntesis que les permitió obtener el hidrógeno de las moléculas de agua eliminando oxígeno como producto residual. Así, el oxígeno comenzó gradualmente a acumularse en el agua, en el suelo, en los sedimentos y en la atmósfera. La era aeróbica estaba comenzando.

El oxígeno, un gas tóxico y altamente reactivo, capaz de oxidar los compuestos de carbono, era en realidad un arma de doble filo. Su aparición en la atmósfera impidió que continuara la anterior síntesis no biológica de compuestos orgánicos. Su presencia supuso no sólo la inmediata oxidación de tales compuestos formando dióxido de carbono y agua, sino que ocasionó la formación de la capa de ozono, que redujo enormemente la cantidad de radiación ultravioleta que alcanzaba la superficie de la Tierra. Muchos organismos, incapaces de tolerar este gas, tuvieron que refugiarse en nichos anaeróbicos. Sin embargo, el oxígeno posibilitó el desarrollo de una nueva forma de producir energía: la respiración aeróbica. Como este proceso era mucho más eficiente, las células pudieron obtener energía suficiente para hacerse más grandes y estructuralmente más complejas. La respiración fue un prerequisito para el origen de las células eucarióticas que se convertirían en el material de construcción de los organismos mayores.

Los primeros productores de oxígeno

Probablemente fueron las cianobacterias los primeros organismos que generaron oxígeno a través de la fotosíntesis. Las cianobacterias se han denominado tradicionalmente "algas azules". Estas células tuvieron su período de abundancia, diversi-

dad y dominio del entorno mucho antes del Cámbrico. Aparecieron por primera vez en el Arqueano y dos mil millones de años después, en el Proterozoico, miles de especies diferentes se habían esparcido sobre la Tierra. Construyeron muchas formaciones rocosas en el Proterozoico, así como extensos arrecifes. Hacia el final del Proterozoico empezaron a decaer, pero en la actualidad todavía existen miles de especies que forman masas en las charcas, estanques y arrozales, así como las manchas en las cortinas de las duchas y en cualquier lugar en donde puedan encontrar luz, agua y seguridad frente a los organismos que pudieran devorarlos. Su decadencia fue debida a muchos factores y entre ellos no el menor, el éxito enorme que alcanzaron las algas eucarióticas y las plantas que les sucedieron.

Las cianobacterias son muy parecidas a las bacterias anaeróbicas fotosintéticas del azufre. Exceptuando su capacidad para romper las moléculas de agua tienen el mismo tipo de estructura celular, paredes celulares y membranas (véase la Figura 3-1). Algunas cianobacterias y procariontes fotosintéticos anaeróbicos poseen va-

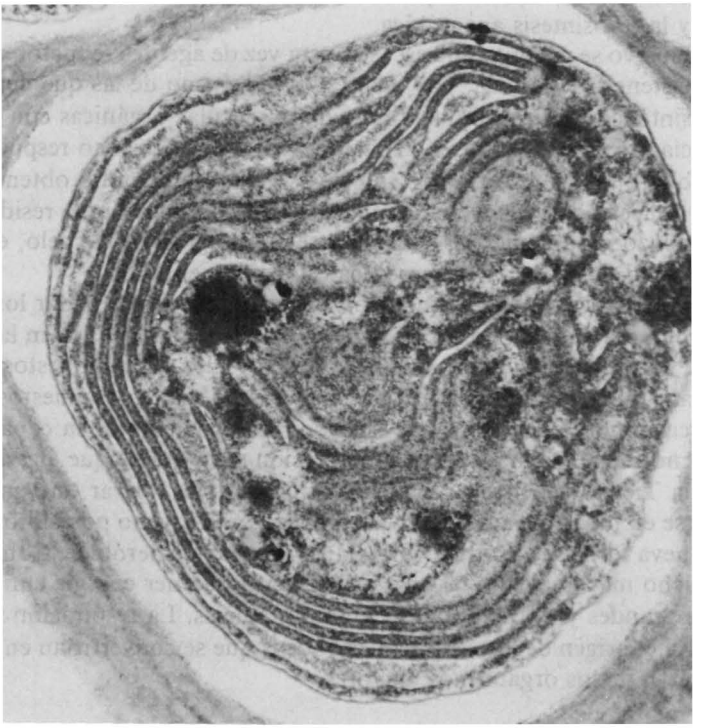


Figura 3-1. Cianobacteria cocoidal (esférica) procedente de un tapete microbiano en la Laguna Figueroa, Baja California. Las membranas paralelas claramente marcadas hacia el exterior de la célula son tilacoides. Compárense con las tilacoides de la bacteria roja del azufre mostrada en la figura 2-13. La célula tiene unos cinco micrómetros (millonésimas de metro) de diámetro. (Por cortesía de John Stolz, Boston University.)

cuolas de gas consistentes en sacos llenos de gas rodeados por una membrana, distribuidos por el citoplasma. Las vacuolas regulan la flotabilidad, importante característica de los organismos que viven en el agua, y necesitan la luz del sol. Dichas vacuolas de gas les permiten regular la profundidad a la que se encuentran: colapsando las vacuolas de gas pueden sumergirse para obtener nutrientes o para huir del oxígeno en la superficie, llenándolas pueden emerger hacia la superficie y hacia la luz solar.

Desde el siglo diecinueve, cuando empezaron a ser observadas con claridad por el microscopio, se sospechaba que las cianobacterias habían evolucionado a partir de las bacterias anaeróbicas fotosintéticas y, hoy en día hay bastantes hechos que apoyan esta conjetura. En 1975 un grupo de microbiólogos israelíes estuvo trabajando en el lago Solar, en el desierto del Negev. Es éste un pequeño lago artificial en donde el agua caliente, a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los lagos, es la más profunda. En el curso de sus estudios descubrieron el organismo filamentoso *Oscillatoria limnetica* (véase la Figura 3-2). Esta hermosa cianobacteria, cuyo nombre responde a su movimiento por deslizamiento, resultó ser un fósil viviente, un eslabón perdido entre las bacterias anaeróbicas fotosintéticas del azufre y las cianobacterias: si se halla en un ambiente donde la concentración de sulfhídrico es alta y la de oxígeno baja actúa como bacteria anaeróbica fotosintética y en vez de utilizar el agua como donante principal de hidrógeno en la fotosíntesis, revierte a su forma ancestral y utiliza el sulfhídrico. Después del descubrimiento de *Oscillatoria limnetica* los científicos descubrieron rápidamente que muchas otras cianobacterias pueden revertir al "modo anaeróbico" de fotosíntesis si se las coloca en las condiciones apropiadas. Se sospecha que estos verdaderos comodines de la fotosín-

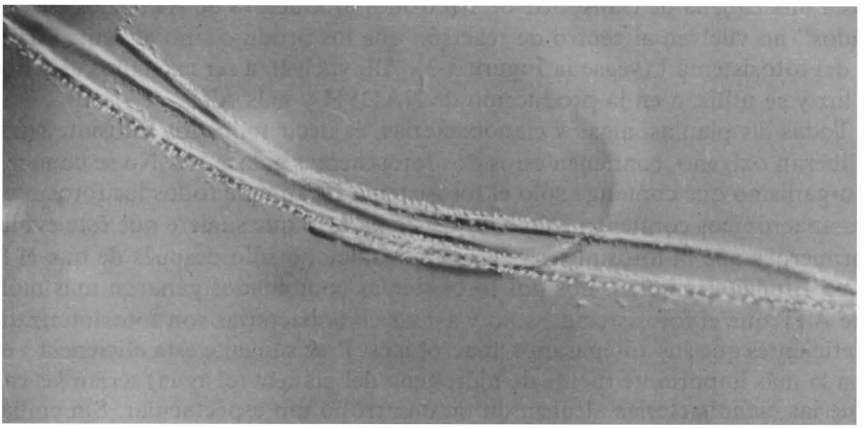


Figura 3-2. Oscillatoria limnetica. Observe los glóbulos de azufre. (Por cortesía de Yehuda Cohen, Estación Marina de Eilat, Eilat, Israel.)

tesis eran muy abundantes antes del Cámbrico, pero que fueron desplazados por los especialistas de la fotosíntesis, tanto los que utilizan sulfhídrico como los que utilizan agua. Actualmente puede que estén limitados a vivir únicamente en ciertos ambientes extremos.

Las cianobacterias no contienen ninguna de las bacteriocloro filas típicas de los fotosintetizadores anaeróbicos, sino que contienen clorofila *a*, uno de los pigmentos de algas y plantas. Al igual que las clorofilas de los fotosintetizadores anaeróbicos, la clorofila *a*, junto a otros lípidos y proteínas constituye las membranas tilacoides de la célula bacteriana. Pero a diferencia de los fotosintetizadores anaeróbicos las cianobacterias tienen dos clases de centros de reacción, y ésto es lo que les permite romper las moléculas de agua para obtener hidrógeno.

Uno de ellos, y la cadena de transporte de electrones en la que se inserta, es prácticamente idéntico al sistema de los fotosintetizadores anaeróbicos (véase la Figura 2-14). Este sistema, llamado fotosistema I es activado por la luz de una determinada longitud de onda. Los fotosintetizadores anaeróbicos utilizan la energía de la luz no sólo para excitar los electrones, sino también para romper moléculas y obtener así los átomos de hidrógeno. Sin embargo, en la molécula de agua, los átomos de hidrógeno están fuertemente enlazados al átomo de oxígeno y romper dicha molécula requiere mucha más energía que romper una molécula de sulfhídrico, hidrógeno o moléculas orgánicas. Por lo tanto, la energía de las ondas luminosas absorbidas a través del fotosistema I es insuficiente.

La innovación que aportaron las cianobacterias consistió en un nuevo tipo de centro de reacción y de los enzimas y proteínas asociados, llamado fotosistema II. Este sistema absorbe luz de una longitud de onda más corta, y por lo tanto más energética. El fotosistema II rompe las moléculas de agua y envía electrones excitados a una cadena de transporte de electrones productora de ATP. Los electrones "usados" no vuelven al centro de reacción que los produjo sino al centro de reacción del fotosistema I (véase la Figura 3-3). Allí vuelven a ser excitados al absorber más luz y se utilizan en la producción de NADPH y más ATP.

Todas las plantas, algas y cianobacterias, es decir todos los fotosintetizadores que liberan oxígeno, contienen estos dos fotosistemas enlazados. No se conoce ningún organismo que contenga sólo el fotosistema II, aunque todos los fotosintetizadores anaeróbicos contienen sólo el fotosistema I, lo que sugiere que éste evolucionó primero y que la fotosíntesis oxigénica evolucionó sólo después de que el fotosistema I funcionara bien. Los dos fotosistemas combinados ganaron más moléculas de ATP que el fotosistema I solo y así las cianobacterias son fotosintetizadores más eficientes que sus antepasados anaeróbicos. Precisamente esta eficiencia y el acceso a la más importante fuente de hidrógeno del planeta (el agua) serían las causas de que las cianobacterias alcanzasen un desarrollo tan espectacular. Sin embargo, la característica más importante de la fotosíntesis de las cianobacterias es casi accidental: su producto residual. Una vez combinados los átomos de hidrógeno del agua con el dióxido de carbono para formar compuestos orgánicos, las cianobac-

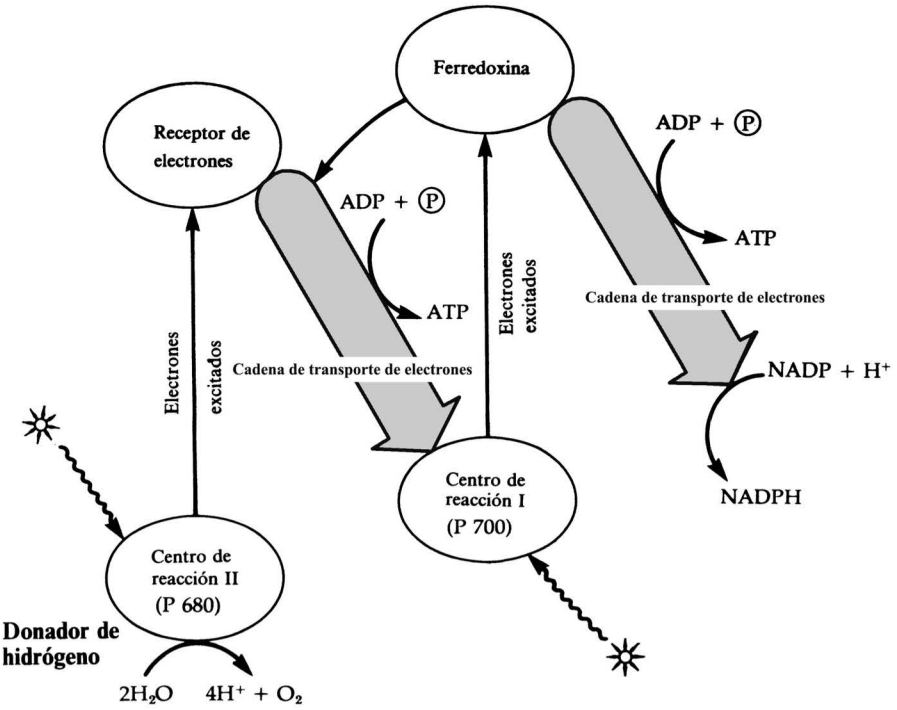


Figura 3-3. Rutas de los electrones excitados por la luz en las cianobacterias y plantas. En el punto final los electrones se combinan con el NADP y iones de hidrógeno (H^+) para producir NADPH. Los electrones y los iones de hidrógeno necesarios para reemplazar a los captados del medio acuoso, proceden de las moléculas de agua separadas por el centro de reacción II. P680 y P700 representan pigmentos de clorofila que absorben la luz a longitudes de onda de 680 y 700 nanómetros (milésimas de millonésimas de metro) respectivamente. La ruta desde el centro de reacción I hasta el final es idéntica a la de los fotosintetizadores anaeróbicos (véase la Figura 2-14).

terias eliminan las moléculas de oxígeno residuales. La acumulación de los desechos de estos microorganismos constituyó el comienzo de la revolución del oxígeno.

La transformación de la atmósfera

El nacimiento de la fotosíntesis aeróbica representó una catástrofe global. El oxígeno atrapa electrones y produce los llamados radicales libres, que son especies químicas de vida corta y muy reactivas que desorganizan los compuestos orgánicos. Las bacterias fermentadoras y las bacterias fotosintéticas del azufre se retiraron a las zonas en donde el oxígeno escaseaba. Hoy, cientos de especies anaeróbicas es-

trictas están limitadas a vivir únicamente en nichos tales como la vegetación en descomposición, los lodos y el fondo de los lagos. Algunas bacterias fermentadoras incluso colonizan zonas anaeróbicas del tracto digestivo de animales, tales como las termitas y los rumiantes, nichos de los que pudieron disponer sólo después de que los animales se desarrollaran, en el Fanerozoico. De hecho, las vacas han sido descritas como "un tanque de fermentación de metano con patas, de 150 litros de capacidad".

Al principio, el oxígeno que iban produciendo las cianobacterias, tuvo que reaccionar rápidamente con otros gases, como el hidrógeno, el monóxido de carbono y el sulfhídrico. En la actualidad, el sulfhídrico producido por las bacterias del fondo de los lagos se combina con el oxígeno antes de que aquél alcance la superficie del agua y así el sulfhídrico no se puede acumular. De la misma forma, el oxígeno producido por las primeras cianobacterias no pudo acumularse en la atmósfera mientras que los gases que podían reaccionar con él fueran abundantes.

El oxígeno también se combina con muchos minerales disueltos en los océanos, ríos y lagos. El hierro, por ejemplo, reacciona fácilmente con el oxígeno. Se conservan pruebas en el registro geológico de que dichas reacciones se produjeron. Muchas rocas sedimentarias se forman mediante procesos que suponen la reorganización y el transporte de materiales de la superficie que, de esta forma, contactan ampliamente con la atmósfera. Si estas rocas se forman en una atmósfera que contenga abundante oxígeno, muchos de los minerales reaccionarán con el oxígeno dando sus formas oxidadas. La presencia de formas oxidadas de hierro, manganeso, uranio y otros elementos en las rocas del Proterozoico hace dos mil millones de años es un potente argumento en favor de la tesis de que la atmósfera ha sido oxigenada al menos desde este período.

Los minerales procedentes del período Arqueano sugieren, por el contrario, que la superficie de la Tierra carecía de oxígeno en ese período más antiguo. Los cantos rodados por los ríos y torrentes del Arqueano y después enterrados, no muestran evidencia alguna de haber entrado en contacto con el oxígeno. Contienen formas pobres en oxígeno de azufre, uranio y hierro. Este último tiende a presentarse en la forma reducida o menos oxigenada (Fe^{2+}, ferroso) más que en la más oxidada (Fe^{3+}, férrico). De la misma manera, la forma menos oxidada del uranio (uraninita) sólo se encuentra en sedimentos de más de dos mil millones de años de antigüedad. Más tarde las formas oxidadas se convirtieron en normales. También el azufre se encuentra en las rocas del Arqueano en las formas menos oxidadas (sulfuros) mientras que son raras las formas oxidadas (sulfatos). En la formación Minechapecoten— Woman River, Ontario Occidental, (con más de 2500 millones de años) que es muy rica en hierro, Henry Thode y sus colegas de la Universidad de MacMaster han encontrado pruebas de una gran masa de agua, un antiguo mar anaeróbico en el cual los desulfovibrios dominaban la superficie de la línea costera. Como los desulfovibrios no toleran el oxígeno, hoy en día viven únicamente por debajo de la superficie. En el Arqueano, estos microorganismos redujeron anaeróbicamente el

sulfato del agua del mar a sulfhídrico en una área extensa, dejando grandes depósitos de sulfuro, que son testimonio de que hace dos mil millones de años la concentración de oxígeno en el aire era todavía baja.

Muchas de las pruebas relativas a la transición hacia una atmósfera oxidada provienen de los estudios de los elementos geológicos conocidos como formaciones de hierro bandeadas (véase la Figura 3-4). Estos sedimentos cubren enormes ex-

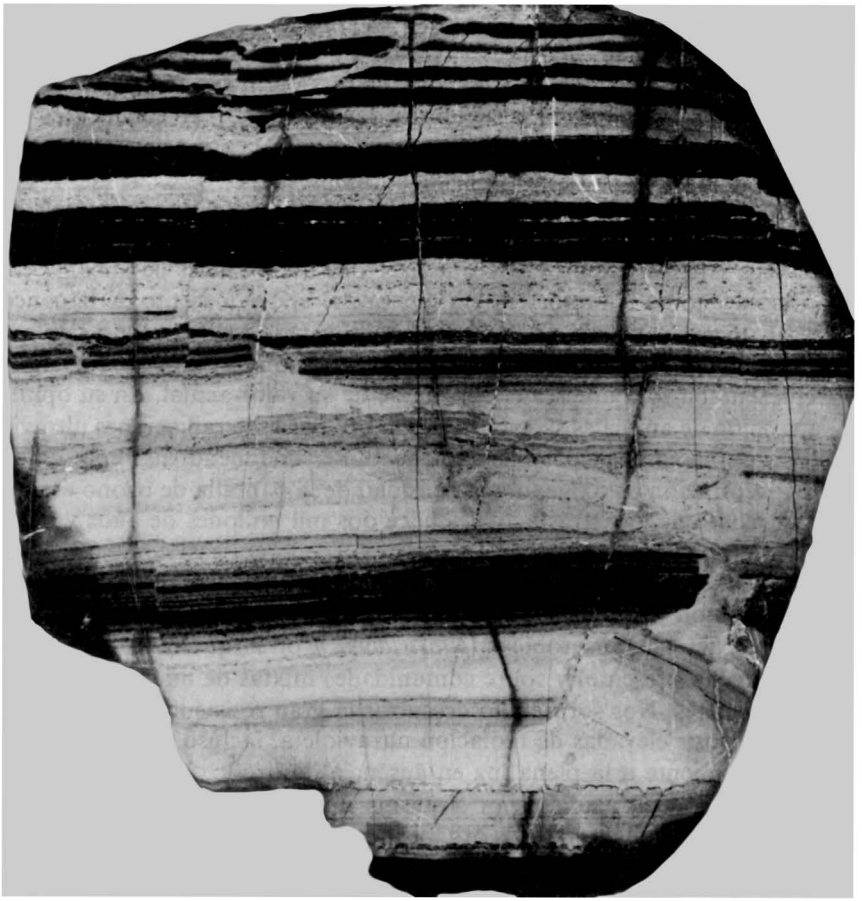


Figura 3-4. Muestra de una formación de hierro bandeada metamorfoseada, de unos dos mil millones de años de antigüedad, procedente de la formación Negaunee Iron, Marquette, Michigan. Las bandas más oscuras (negras) contienen hematites especulares. Las más claras (rojizas) contienen jaspilita, sílex con hematites finamente dispersados. Ambas están incluidas en una matriz de sílex. (Aproximadamente a mitad del tamaño natural.) (Por cortesía de Harold L. James, U.S.G.S., Port Townsend, Washington.)

tensiones en Australia, Norte América y África. Las formaciones datan del Arqueano y básicamente están formadas por capas que contienen hierro más oxidado (hematites) alternadas con capas que contienen hierro más reducido (magnetita). Una posible interpretación de estas características es la de que los sedimentos se depositaron bajo concentraciones variables de oxígeno atmosférico. En ausencia de oxígeno, se transportaba y sedimentaba hierro ferroso (reducido), más oscuro que el hierro férrico oxidado (herrumbre) que se depositaba cuando sí había oxígeno. En las rocas depositadas después de hace unos dos mil millones de años, casi todo el hierro depositado tiene el aspecto herrumbroso, totalmente oxidado, característico de los sedimentos formados en presencia de oxígeno. Hace alrededor de unos dos mil ochocientos millones de años, las formaciones de hierro bandeadas desaparecieron de repente y por completo siendo reemplazadas por los sedimentos conocidos como lechos rojos, lo que sugiere que en esa época la atmósfera terrestre había acumulado ya una concentración de oxígeno significativa.

No todos los investigadores aceptan esta interpretación de las formaciones de hierro bandeadas. Preston Cloud, de la Universidad de California en Santa Barbara y su colega Aharon Gibor, creen que hace dos mil millones de años, la concentración de oxígeno en la atmósfera era menor del uno por ciento de la concentración actual. Piensan incluso que hace 600 millones de años, cuando había abundancia de animales bien desarrollados, la concentración de oxígeno atmosférico todavía representaba sólo un escaso porcentaje de su valor actual. En su opinión, la tardía aparición de animales se explica por la presencia de radiaciones ultravioletas peligrosas y por la ausencia del mismo oxígeno. Personalmente discrepo. En mi opinión la concentración de oxígeno y la densidad de la pantalla de ozono eran el cincuenta por ciento de las cifras actuales hace dos mil millones de años y hace seiscientos millones de años la concentración de oxígeno era casi como la actual. James C. G. Walker, de la Universidad de Michigan, Mitchell B. Rambler de la Universidad de Boston y yo misma, hemos estudiado los efectos de la radiación ultravioleta sobre bacterias anaeróbicas (*Clostridium* y otras que tanto pueden crecer con o sin oxígeno presente) y sobre comunidades mixtas de microorganismos formadores de tapetes. Nos sorprendió descubrir la gran resistencia que poseen estos organismos a dosis elevadas de radiación ultravioleta, incluso más elevadas que la dosis correspondiente a la plena luz en ausencia de ozono. No hallamos pruebas de que la radiación ultravioleta por sí misma impidiera nunca la colonización de la tierra firme o la evolución de los organismos multicelulares. Es más, los cálculos efectuados por Walker llevan a la conclusión de que una vez que el oxígeno comenzó a acumularse en la atmósfera, lo hizo tan rápidamente que ya había alcanzado una concentración similar a la actual hace unos mil ochocientos millones de años.

Aunque los fotosintetizadores comenzaron ya al inicio del período Arqueano a generar oxígeno, durante millones de años moléculas tales como el azufre y el carbono reducidos y los gases volcánicos, fueron atrapando el oxígeno. Es decir, la oxi-

dación de estas moléculas impidió que el oxígeno se acumulara en la atmósfera. Robert Garrels, geólogo de la Universidad del Sur de Florida (St. Petersburg) cree que el azufre reducido constituyó el principal sumidero de oxígeno y que solamente cuando la mayor parte del azufre se había oxidado pudo comenzar a acumularse el oxígeno. En cualquier caso, una vez que comenzó a acumularse lo hizo rápidamente dado que ya no había nada que pudiera impedírselo.

Estromatolitos

Todos los científicos que han estudiado el tema están de acuerdo en que existió una transición de un mundo anaeróbico a un mundo aeróbico, aunque los detalles cronológicos sean todavía fuente de discusión. También se acepta que la concentración de oxígeno en la atmósfera no fue nunca mucho mayor que la actual, un 20%. Si hubiera sido mucho mayor, el registro fósil mostraría pruebas de un incendio en todo el planeta, porque incluso los bosques tropicales y las praderas húmedas son extremadamente inflamables en presencia de concentraciones elevadas de oxígeno. También se hubiera dado la combustión espontánea de los microorganismos y aunque se han detectado muchos fuegos fósiles locales, no hay evidencia de incendios a escala global.

El registro geológico contiene buenos indicios de las actividades y difusión de las cianobacterias. Las pruebas se presentan en forma de estromatolitos, rocas laminadas en forma de cúpula, presentes en todo el registro fósil, pero especialmente en las rocas anteriores al Cámbrico (véase la Fig. 3-5). Estas estructuras sedimentarias se componen generalmente de carbonato cálcico (el compuesto más importante de las cretas y las calizas) aunque algunas, como las de la Formación Gunflint Iron (Ontario) se componen primordialmente de sílex (dióxido de silicio). Algunos estromatolitos son cónicos o en forma de coliflor, algunos tienen forma de columna y otros son lisos. Las extensiones de estromatolitos pueden alcanzar varias hectáreas o pueden limitarse a unos cuantos metros cuadrados.

Los estromatolitos han sido hasta hace muy poco objeto de muchas especulaciones que no llegaban a facilitar su comprensión. Aunque fueron descritos a finales del siglo diecinueve, especialmente por el geólogo americano Charles Walcott, y se les dieron nombres de géneros y especies, los investigadores no comprendían qué representaban. Creyendo que los estromatolitos constituían los restos de los organismos vivos, algunos geólogos los denominaron *Cryptozoa* (animales ocultos) y de hecho tenían razón al interpretar a los estromatolitos como fósiles.

El precursor de los estromatolitos es un tapete microbiano, una superficie donde las bacterias (primordialmente las cianobacterias) fotosintetizan, crecen y se reproducen. A simple vista parece únicamente arena sucia o verdín de tono oscuro, pero visto de cerca se puede observar que es fibroso y está compuesto por filamentos entrelazados. Dicho tapete atrapa sedimentos —arcilla, partículas de lodo y restos orgánicos. Conforme los sedimentos se van acumulando, los microorganismos o bien quedan atrapados y mueren en él, o bien se mueven hacia la superficie for-

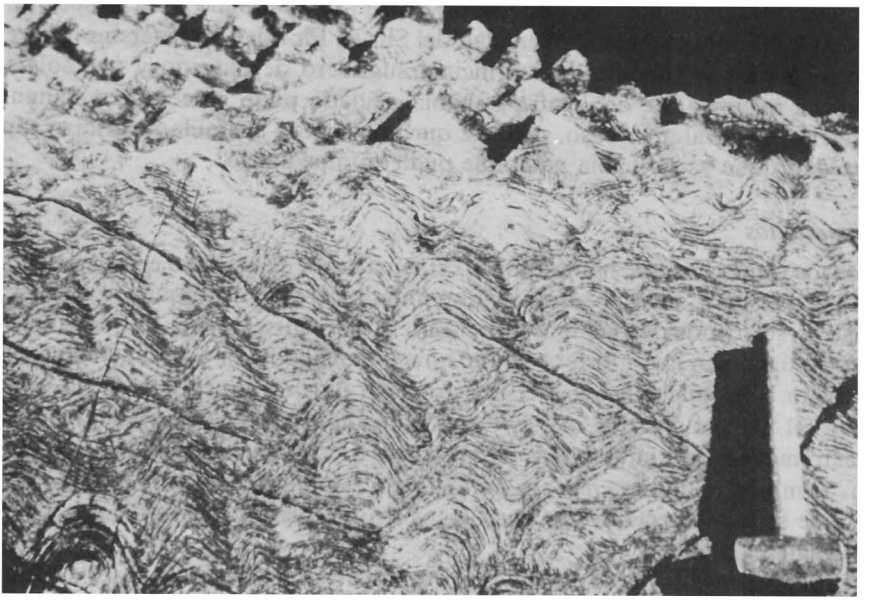


Figura 3-5. Sección transversal de estromatolitos con más de dos mil millones de años de edad procedentes de las cercanías del Gran Lago del Esclavo, Canadá. (Por cortesía de Stanley M. Awramik, Universidad de California, Santa Barbara.)

mando una nueva capa encima de la antigua. Si la capa antigua contiene una cantidad suficiente de sedimento y la tasa de evaporación es alta, se transforma gradualmente en piedra. Y así se van formando muchos estromatolitos con la repetición periódica de dichos procesos. Aunque de sus estructuras se deduce que son producto de los organismos vivos, los estromatolitos son tan estables como la mayoría de las rocas sedimentarias (véase la Fig. 3-6).

Algunos estromatolitos muy antiguos contienen microbios fosilizados cuyo parecido con las formas modernas de las cianobacterias es sorprendente. Los más antiguos que se conocen tienen 3500 millones de años de edad y proceden de un área llamada North Pole, en Australia Occidental. La estructura de los estromatolitos de North Pole y de los fósiles microbianos de las capas ricas en carbón son una prueba convincente de que las comunidades de microorganismos fotosintéticos eran florecientes por esa época.* Los fotosintetizadores podrían haber sido bacterias fotosintéticas anaeróbicas del tipo de la *Oscillatoria limnetica*, es decir, capaces de liberar o no oxígeno según las circunstancias, o bien podrían haber sido única-

*Véase la nota al pie de la página 29.

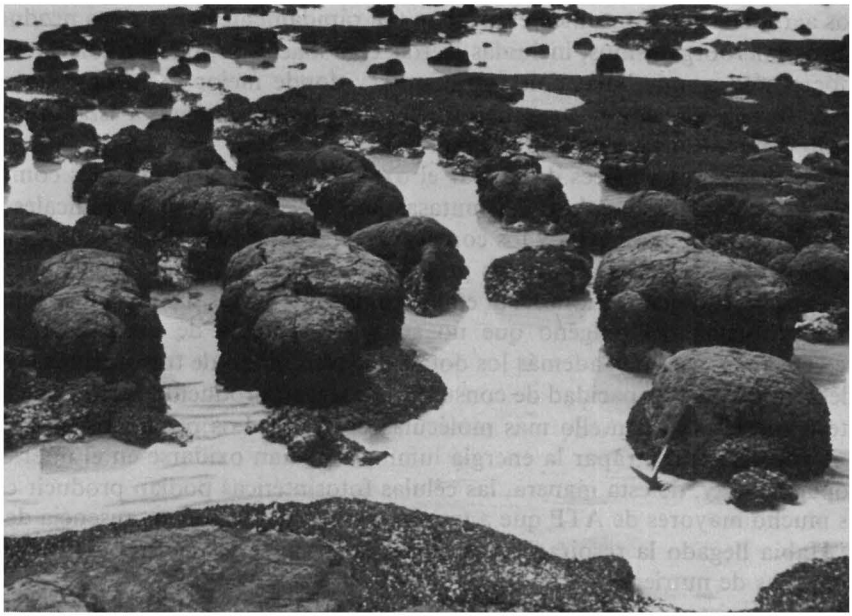


Figura 3-6. Estromatolitos modernos en Hamelin Pool, Bahía de los Tiburones, Australia Occidental. Aunque la laguna está conectada con el mar, sus aguas son demasiado saladas para los gusanos y moluscos que pudieran devorar los tapetes microbianos e impedir así la formación de estromatolitos. (Por cortesía de Stanley M. Awramik, Universidad de Santa Barbara en California.)

mente liberadoras de oxígeno. Es difícil saberlo con seguridad, pero en cualquier caso, los primeros estromatolitos del Arqueano se formaron probablemente antes que la capa de ozono, de modo que la forma de vida estromatolítica podría haberse desarrollado en parte para proteger a los microorganismos de las radiaciones ultravioletas letales. Aunque muchas células de las capas superiores morirían, sus cuerpos filtrarían las longitudes de onda perjudiciales en beneficio de las células de las capas más profundas.

Aprendiendo a respirar

La expansión de las cianobacterias por la superficie de la Tierra, con el consiguiente incremento de oxígeno en la atmósfera, constituía una amenaza para todas las formas de vida, incluyendo las mismas productoras de oxígeno. Todavía hoy existen algunas cianobacterias, ciertas especies de ***Phormidium***, que se envenenan con el oxígeno que ellas mismas producen y viven en zonas anaeróbicas junto a orga-

nismos aeróbicos que consumen el oxígeno tan rápidamente como se va produciendo. Otros microorganismos, incluidas ciertas cianobacterias, pueden tolerar el oxígeno pero sólo a muy bajas concentraciones y donde mejor se encuentran es en aguas pobres en oxígeno. Otros microorganismos son indiferentes a ésta, ni lo buscan ni lo evitan, sencillamente lo toleran.

Los organismos capaces de tolerar el oxígeno poseen enzimas tales como catalasas, peroxidasas y superóxido dismutasas, que reaccionan con los radicales tóxicos producidos por el oxígeno y los convierten en compuestos orgánicos inócuos y agua. La evolución de estos enzimas protectores permitió que las células toleraran la presencia del oxígeno. Pronto, sin embargo, los microbios hallaron una solución para el problema del oxígeno que no sólo los protegía de un gas potencialmente venenoso, sino que además los dotaba de otro modo de transformar la energía, desarrollando la capacidad de consumir el oxígeno producido a través de la fotosíntesis (generando con ello más moléculas de ATP). Los productos de la fotosíntesis generados al atrapar la energía lumínica podían oxidarse en el interior de la propia célula y, de esta manera, las células fotosintéticas podían producir cantidades mucho mayores de ATP que a través de la fermentación en ausencia de oxígeno. Había llegado la respiración aeróbica, la forma más eficiente de oxidación de moléculas de nutrientes.

Aunque existen ciertas variaciones de detalle entre las distintas especies de microorganismos, la respiración aeróbica puede describirse como una combustión controlada que rompe moléculas orgánicas y produce dióxido de carbono y agua, compuestos poco energéticos. La energía liberada se aprovecha para producir ATP. La fermentación de una molécula de azúcar produce dos moléculas de ATP; la respiración de la misma molécula puede producir hasta 36. El ATP se genera en tres etapas (véase la Figura 3-7). La primera es idéntica a la fermentación, una molécula alimenticia (digamos de glucosa) se convierte en ácido pirúvico y se genera algo de ATP (véase la Fig. 2-7).

La segunda etapa consiste en un ciclo de reacciones llamado ciclo de Krebs, por su descubridor, o ciclo del ácido cítrico, por uno de sus componentes. Este ciclo consume el ácido pirúvico producido en la primera etapa. Parte de la energía liberada se usa para generar más ATP, pero la mayoría se transfiere como electrones de alta energía a las moléculas transportadoras FAD (flavín-adenín-dinucleótido) y NAD (nicotinamida-adenín dinucleótido) reduciéndolos a FADH y NADH respectivamente. Estas moléculas, que contienen la mayor parte de la energía de la molécula alimenticia, transfieren sus electrones a la tercera etapa de la respiración, una cadena de transporte de electrones compuesta por varias clases de aceptores de electrones, entre los que se hallan las ferredoxinas y los citocromos. Es en esta fase en la que se produce la mayoría del ATP, hasta 32 moléculas por cada molécula alimenticia. El aceptor final de electrones en la cadena es oxígeno molecular, el cual, después de recibir los electrones en compañía de los átomos de hidrógeno correspondientes, se reduce a agua. La transferencia de electrones al oxígeno es el

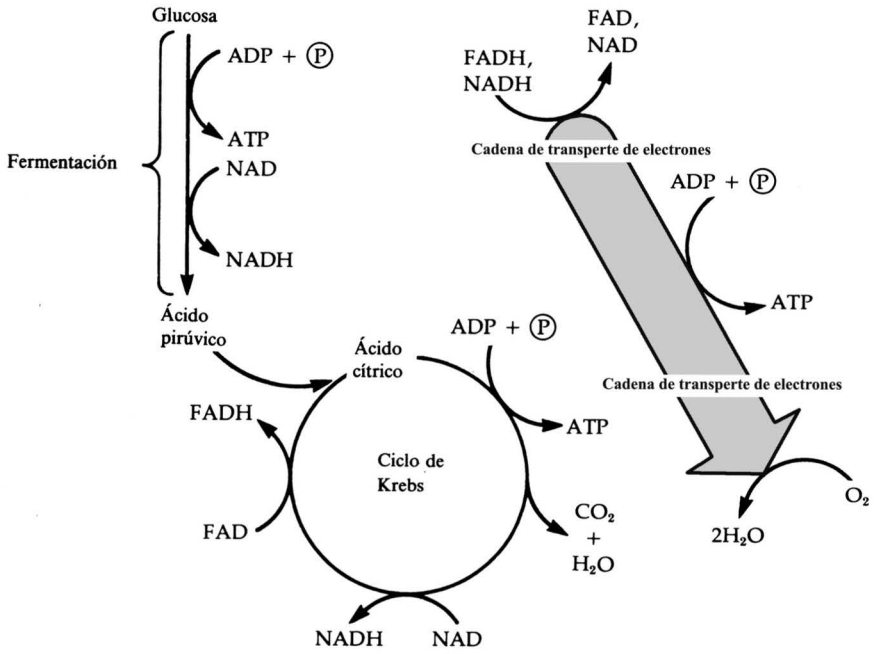


Figura 3-7. Las tres partes de la respiración aeróbica: la degradación de la glucosa por fermentación, al ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones

último paso de la respiración en todos los organismos de respiración aeróbica. En una vía degradativa, esto implica que fue el último paso en evolucionar.

En la primera etapa de la respiración se produce también algo de NADH y, de hecho, también lo producen las bacterias fermentadoras. Sin embargo, al carecer de una cadena de transporte de electrones, tienen que reconvertir el NADH en NAD sin que se derive ninguna energía de ello (véase la Fig. 2-7). Las bacterias reductoras del sulfato hacen algo parecido al metabolismo aeróbico: estas bacterias transfieren los electrones producidos en la fermentación a una cadena de transporte de electrones (véase la Fig. 2-9). El aceptor final para estas bacterias es el sulfato, por lo que se puede decir que "respiran sulfato" al reducirlo a sulfhídrico, de la misma manera que los respiradores aeróbicos respiran oxígeno al reducirlo a agua.

Las cianobacterias fueron probablemente los primeros organismos que usaron oxígeno en la respiración, oxígeno producido por ellas mismas y con el cual tenían que hacer algo. Se diferencian de otros organismos aeróbicos en que solamente respiran en la oscuridad, aparentemente porque utilizan la misma maquinaria molecular para la cadena de transporte de electrones respiratoria y la cadena de transporte de electrones fotosintética; los componentes compartidos no se pueden utili-

zar simultáneamente en ambas vías y por lo tanto, como la fotosíntesis se produce en la luz, la respiración ha de producirse en la oscuridad. En las algas y en las plantas, que evolucionaron más tarde, los dos procesos pueden darse al mismo tiempo porque se producen en diferentes partes de la célula, la fotosíntesis se produce en los cloroplastos mientras que la respiración consume el oxígeno excretado en las mitocondrias.

Al generar oxígeno en la fotosíntesis y consumirlo en la respiración, las cianobacterias, literalmente, encontraron su lugar bajo el sol. Con la luz del sol, unas pocas sales que siempre se hallan en el agua, y dióxido de carbono de la atmósfera, podían producir todo lo que necesitaban; ácidos nucleicos, proteínas y vitaminas. Las cianobacterias se diversificaron en cientos de formas diferentes; algunas permanecieron del mismo tamaño, con un diámetro de una fracción de micrómetro; otras crecieron hasta alcanzar 80 micrómetros de diámetro. Algunas adquirieron forma de simples esferas o de pequeñas células embebidas en una matriz gelatinosa, mientras otras evolucionaron formando láminas multicelulares. Otras se desarrollaron formando haces de filamentos con envolturas gelatinosas espesas, otras filamentos delgados sin envolturas y otras filamentos de ramificación compleja que podían liberar esporas a través de los extremos.

Finalmente, muchas cianobacterias coloniales o filamentosas conservaron la fijación del nitrógeno en su estrategia metabólica y desarrollaron grandes células llamadas heterocistos ("otras células") que se especializaron en la fijación del nitrógeno atmosférico. Tales células no son una excepción al principio que establece que la fijación del nitrógeno sólo es posible en condiciones anaeróbicas, porque las espesas paredes de los heterocistos están diseñadas para excluir al oxígeno y no realizan fotosíntesis oxigénica. De hecho, basan su alimentación en las moléculas que difunden procedentes de las células fotosintéticas vecinas.

Al no necesitar sulfhídrico y poder usar el agua como donador del hidrógeno, las cianobacterias pudieron colonizar muchos ambientes diferentes —suelos, desiertos, lagos, arroyos e incluso algunas penetraron en el interior de las rocas desnudas. Algunas se adaptaron a las frías aguas marinas y otras a los manantiales termales. Al acumularse en charcas y lagunas sus cuerpos sirvieron de alimento a los saprobiontes, bacterias que podían vivir del carbono y del nitrógeno de las células muertas o moribundas. Se desarrollaron nuevas y complicadas cadenas tróficas con las cianobacterias en el punto inicial, como productores primarios. El carbohidrato que acumulan en forma de almidón, polímero de muchas moléculas de azúcar enlazadas, puede romperse fácilmente en azúcares por la acción de los enzimas apropiados. El almidón, los azúcares e incluso compuestos orgánicos más pequeños de las cianobacterias se convirtieron en el alimento de miríadas de células.

Pero el hecho de mayor importancia fue que el oxígeno producido por las cianobacterias permitió que otras células adoptaran modelos de metabolismo aeróbicos. Algunos microorganismos primero desarrollaron tolerancia, después uso facultativo del oxígeno y finalmente se convirtieron en aeróbicos estrictos en todo su me-

tabolismo. Algunos autótrofos fotosintéticos, como las bacterias rojas que no utilizan compuestos reducidos del azufre, que habían desarrollado previamente citocromos y cadenas de transporte de electrones para la oxidación anaeróbica del hidrógeno, añadieron el uso del oxígeno a su repertorio metabólico.

La adquisición del metabolismo aeróbico por varios grupos microbianos independientemente, condujo a una gran especiación de los procariontes; gracias a las mayores cantidades de energía liberadas por la respiración, los procariontes se diversificaron ocupando muchos nichos y desarrollando nuevas especializaciones y ciclos vitales. Algunos microorganismos comenzaron a producir mediante gemación, células hijas móviles con un aspecto muy distinto al de la célula madre. Estas bacterias flageladas podían entonces nadar hacia lugares más favorables, adherirse a una superficie sólida y entonces metamorfosearse revirtiendo a la forma materna. Otras células formaron redes de tejidos parecidas a hongos que podían enroscarse y penetrar entre las partículas del suelo. Otras, en fin, formaron estructuras ramificadas, denominadas cuerpos fructíferos (por analogía con los metáfitos de aparición mucho más reciente) que liberaban esporas a partir de las ramas. Todos estos organismos tan elaborados eran de hecho multicelulares, aunque ninguno de ellos fuera eucariótico.

Un ambiente moderno

Hace más de mil millones de años, la atmósfera y la geología de la Tierra eran ya muy parecidas a las del mundo que habitamos. Los océanos cubrían los dos tercios del globo; grandes masas continentales constituían el resto de la superficie de la Tierra. Afloramientos rocosos, corrientes de agua, arena y suelo (todos ellos indicadores de erosión física y química) cubrían los continentes. Se elevaban las montañas; las glaciaciones, la erosión, el transporte de sedimentos y la formación de lagos, eran ya procesos activos.

Los diversos y abundantes microorganismos compensaban su falta de complejidad morfológica con sus actividades químicas. Los fotosintetizadores, fermentadores, quimioautótrofos (que sintetizan los alimentos utilizando la energía de compuestos inorgánicos) y heterótrofos diversos interactuaban entre sí y con los gases de la atmósfera producidos por sus propias actividades (véase la Fig. 3-8). Exceptuando algunos compuestos peculiares, como los aceites esenciales aromáticos de las plantas, los exóticos alucinógenos y los refinados venenos de las serpientes, los microorganismos procarióticos podían ya sintetizar y degradar la inmensa mayoría del repertorio molecular que presenta la vida moderna.

Los tremendos cambios evolutivos que condujeron a la aparición de los animales y plantas tenían aún que producirse, pero las cianobacterias oxigénicas habían preparado ya el terreno para ello. Los animales, por ejemplo, no hubieran podido aparecer antes que el oxígeno y los alimentos producidos fotosintéticamente, de los que son totalmente dependientes. Sin embargo, la preparación del terreno en sí misma no era suficiente. Ni los animales ni las plantas hubieran podido evo-

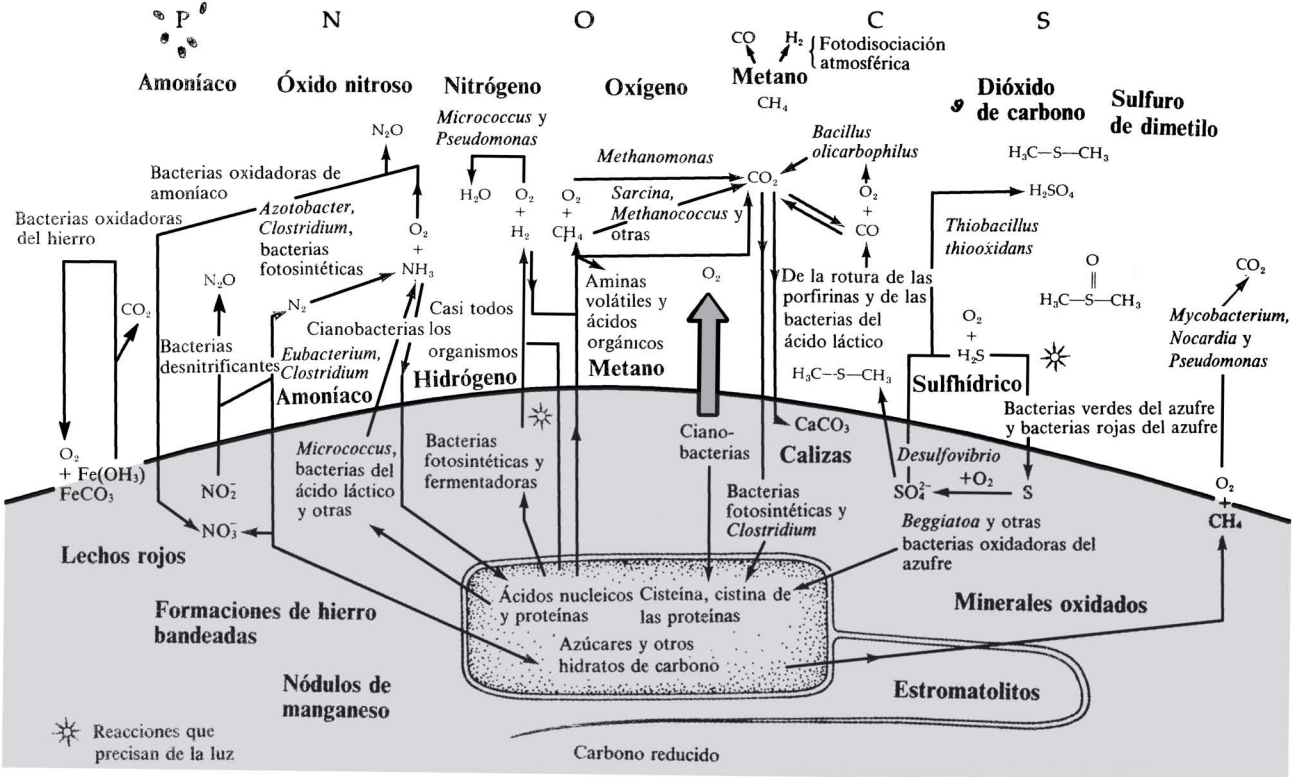


Figura 3-8. Modelo de los ciclos de los elementos esenciales en un mundo con algo de oxígeno atmosférico pero habitado únicamente por bacterias. La línea oscura representa el horizonte (la atmósfera está por encima y el agua y los sedimentos están por debajo). Bajo estas condiciones, el fósforo no puede moverse por la atmósfera en forma gaseosa; sin embargo, puede hacerlo en forma de fosfatos en esporas bacterianas y otras partículas. (Procedente de L. Margulis, *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1981.)

lucionar hasta que el tipo de célula del que están hechos, la célula eucariótica, hiciera su aparición. La historia de la aparición de estas células nucleadas no se conoce en detalle, ni muchos menos, y puede que nunca llegue a conocerse. Sin embargo, es posible inferir algunas hipótesis verosímiles.

Lecturas recomendadas

Cloud, P. E., Jr. *Cosmos, Earth, and Man: a short History of the Universe.* New Haven: Yale Univ. Press, 1978.

Fogg, G. E., W. D. P. Stewart, P. Fay y A. E. Walsky: *The Blue-Green Algae.* Londres y Nueva York: Academic Press, 1973.

Keeton, W. T.: *Biological Science.* Tercera edición, Capítulo 4, *Energy transformations.* Nueva York: Norton, 1980.

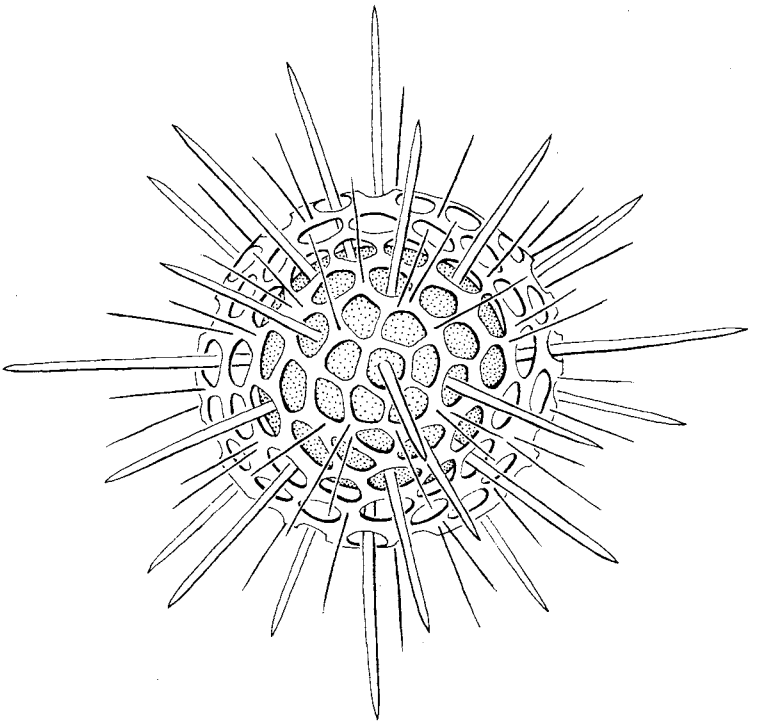
Raven, P. H., R. F. Evert y H. Curtis. *Biology of Plants.* Tercera edición. Nueva York: Worth, 1981.

Stryer, L. *Bioquímica.* Segunda Edición. Editorial Reverté S.A., Barcelona.

Walker, J. C. G. *Earth History.* Portola Valley, Calif.: Science Books International, en prensa.

CAPÍTULO 4

Un nuevo tipo de células



Hace dos mil millones de años la Tierra no estaba cubierta de bosques, marismas, praderas, tundras y chaparrales, sino de las masas verdes y rojas de las bacterias fotosintéticas extendidas sobre capas amarillas, marrones y negras de bacterias no fotosintéticas y anaeróbicas. Entre las partículas de tierra crecían las redes de bacterias fungiformes y los cuerpos fructíferos de otras bacterias. En el mar sólo flotaban y nadaban bacterias y en la atmósfera, las corrientes de aire esparcían únicamente esporas.

Los organismos grandes, del tipo de los que normalmente se estudian en biología y no en microbiología, son todos eucariontes. Por regla general, sus células son mayores que las células bacterianas, carentes de núcleo, o procariontes. Las primeras no sólo contienen núcleo, sino también orgánulos complejos y sistemas de membranas muy elaborados como mitocondrias, plástidos (en los fotosintetizadores), undulipodios y aparato de Golgi (véase la Fig. 1-1). Dos clases de orgánulos, las mitocondrias y los plástidos fotosintéticos, contienen su propio DNA —sus propios genes. Se sabe que tales orgánulos incluso pueden reproducirse por división como si fueran células independientes (véase la Fig. 4-1).

Las células eucarióticas no sólo son más complejas estructuralmente que las procarióticas sino que además pueden llevar a cabo estrategias de supervivencia más elaboradas. A diferencia de los procariontes, la mayoría de los eucariontes pueden realizar la fagocitosis ("comida de células", ingestión de partículas sólidas de gran tamaño, tales como bacterias enteras) y pinocitosis ("bebida de células", ingestión de gotitas de proteína). En períodos de escasez, algunas pueden formar cistos de gruesas paredes y resistentes a la desecación, en donde se reproducen y permanecen hasta que las condiciones exteriores mejoren. Algunos eucariontes unicelulares forman dardos venenosos (tricocistos o toxicistos) con los cuales hieren a sus víctimas. A diferencia de los procariontes, que normalmente sólo contienen una molécula circular de DNA y que se reproducen por división celular directa, las células eucarióticas transportan sus genes en cromosomas y se reproducen a través de un intrincado proceso de mitosis (véase el capítulo quinto). La reproducción celular a través de la mitosis fue el prerrequisito necesario para que pudiera aparecer el sexo biparental.

Los primeros eucariontes

¿Qué aspecto tenían las primeras células eucarióticas? ¿Existen en la actualidad or-

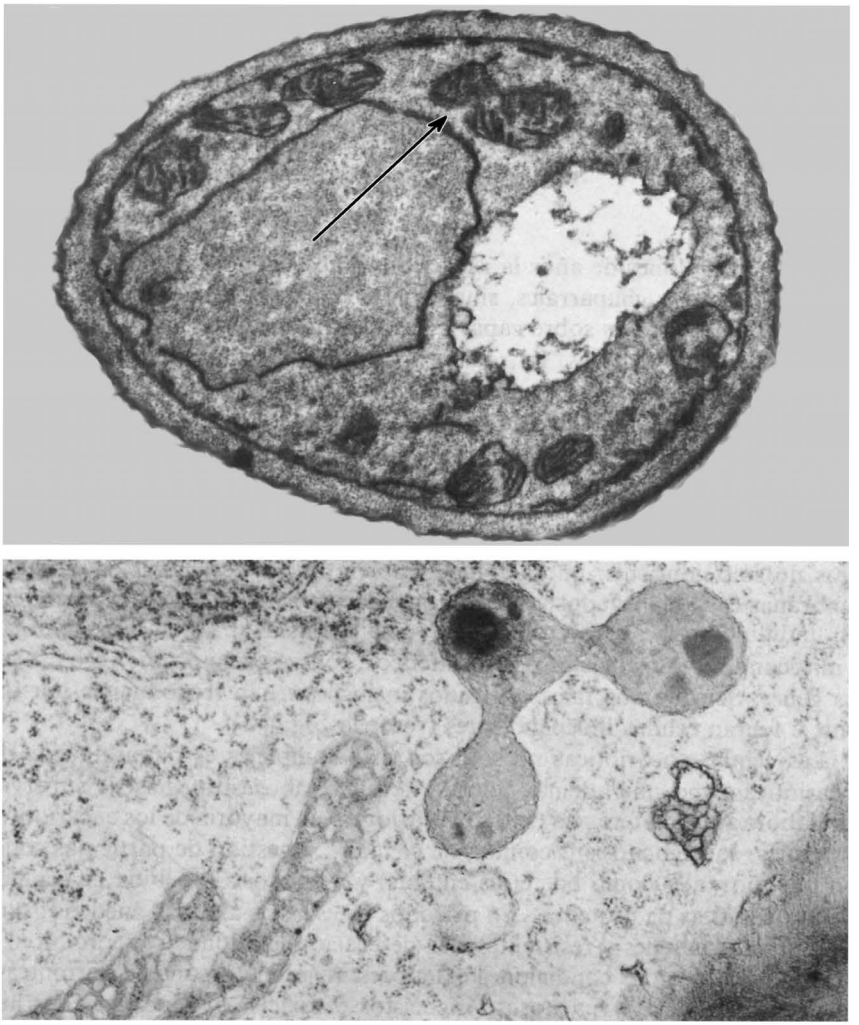


Figura 4-1. (Arriba) Célula de levadura con varias mitocondrias (pequeños cuerpos oscuros). La mitocondria en la parte superior (flecha) parece estar dividiéndose en dos. La célula tiene unos seis micrómetros de longitud. (Por cortesía de A. W. Linnane, Monash University, Clayton, Victoria, Australia.)
(Abajo) Parte del tejido conductor de fluidos de *Zea mays* (Maíz). El cuerpo lobulado en la parte superior derecha es un cloroplasto que parece estar dividiéndose en tres partes. Cada lóbulo tiene unos 0,5 micrómetros de diámetro. Las membranas internas replegadas son claramente visibles en las dos mitocondrias de la parte inferior izquierda. (Por cortesía de Michael A. Walsh, Utah State University, Logan.)

ganismos de los que se puede decir que son sus descendientes directos, sin modificaciones? ¿Cuándo aparecieron los primeros eucariontes? No se puede contestar con absoluta certeza a ninguna de estas preguntas. Los primeros eucariontes probablemente fueron protistas primitivos, organismos unicelulares aeróbicos y acuáticos cuyos patrones de división celular y ciclo vital podían variar enormemente de unas especies a otras. Los protistas han sido considerados tradicionalmente como plantas en miniatura (si realizaban la fotosíntesis) o animales (si no fotosintetizaban). Actualmente se les considera, junto a sus parientes multicelulares, las algas marinas, como integrantes de otro reino diferente, los protoctistas, de los que se conocen unos treinta grupos principales. Los mejor estudiados son las amebas, ciliados, algas verdes, diatomeas, dinoflagelados y algas rojas, pardas y amarillo verdosas.

Desafortunadamente, es casi imposible trazar el origen y los primeros pasos en la evolución de los protistas en el registro fósil. La mayoría de los protistas primitivos, como las amebas gigantes, viven en el mar o en charcas, nunca forman partes duras y al morir sus cuerpos se deshacen. Todo lo cual hace que las probabilidades de fosilizarse sean extremadamente bajas. Por ello, la mayor parte de las pruebas relativas a las características y forma de vida de los primeros protistas provienen del estudio de los protistas actuales (principalmente con el microscopio electrónico). Muchos de los rasgos de este grupo apoyan la idea de los protistas como primeros eucariontes. Por ejemplo, la peculiar idiosincrasia de sus patrones de reproducción sugiere que tanto la mitosis como el sexo biparental evolucionaron dentro de este grupo.

A falta de pruebas fósiles convincentes se hace muy difícil establecer la fecha de aparición de las primeras células eucarióticas. Como muchos tipos diferentes de protistas tuvieron que haber evolucionado antes de que lo hicieran los eucariontes mayores y más avanzados, tuvieron que aparecer como muy tarde hace más de 700 millones de años, cuando ya vivían verdaderos animales y algas marinas a lo largo de las costas de los antiguos mares.

Se han propuesto diferentes teorías sobre el origen de las células eucarióticas. Algunos biólogos creen que los orgánulos celulares se diferenciaron a partir del núcleo. Según este punto de vista, las células desarrollaron primero membranas internas, algunas de las cuales, empaquetarían el DNA y el RNA de la célula formando el núcleo. A continuación, algunos de estos genes escaparían del núcleo y quedarían envueltos por otras membranas intracelulares y, con el tiempo, dichos genes formarían los orgánulos de las células eucarióticas, mitocondrias, plástidos y undulipodios. Con esta explicación se entendería el origen de varios orgánulos, pero no se respondería a la pregunta de por qué el DNA, el material genético de los orgánulos es diferente del DNA del núcleo celular. El primero no está combinado con proteínas formando cromosomas, como el DNA nuclear, y, de hecho, es mucho más parecido al DNA bacteriano que al DNA del núcleo.

Otros biólogos, entre los cuales me incluyo, sostienen un punto de vista diferente acerca del origen de las células eucarióticas. Creemos que varios microorga-

nismos independientes se unieron, primero por casualidad y, después, formando asociaciones más estables. Con el paso del tiempo y conforme la presión evolutiva favorecía dichas uniones simbióticas, los microorganismos simbiontes llegarían a estar unidos permanentemente en un nuevo tipo de célula formado por componentes interdependientes entre sí. Según esta teoría tres tipos de orgánulos (mitocondrias, plástidos y undulipodios) vivieron anteriormente como procariontes independientes, idea que explicaría el porqué de la diferencia de materiales genéticos.

Asociaciones biológicas

La teoría de la simbosis celular se basa en una comprensión más profunda del papel que juegan las asociaciones biológicas. Con frecuencia la importancia de tales relaciones entre organismos ha pasado desapercibida a los científicos. Los evolucionistas del siglo pasado insistieron en la importancia de la competencia, dentro de las teorías mantenidas por Darwin; en la batalla sin cuartel por la supervivencia, los organismos con éxito dejan más descendientes y así se selecciona el competidor más fuerte. Ciertamente, el organismo que llega más lejos en el juego de la evolución es el que deja más descendencia. Sin embargo, el ganador en este juego no es nunca un individuo aislado. Ningún individuo y, de hecho, ninguna especie, puede sobrevivir en ausencia total de todos los demás. Tiene que haber aporte de gases y de comida y tanto los esqueletos como los desechos tienen que ser transportados, digeridos y reciclados. Todos estos procesos necesitan de muchas clases de organismos.

Las simbiosis son frecuentes entre los microorganismos, especialmente en ambientes pobres en oxígeno. En ausencia de oxígeno, la materia orgánica se degrada lentamente. La transformación de una bacteria muerta en los productos finales gaseosos, tales como el amoníaco, sulfhídrico y metano, a menudo requiere la actividad de más de una especie. Por ejemplo, durante años la bacteria del suelo *Methanobacillus omelianski*, ha sido cultivada como un microorganismo que produce metano a partir de etanol. Actualmente se sabe que a dicha bacteria la forman en realidad dos organismos que se parecen tanto entre sí, que hasta hace muy poco los biólogos no habían sido capaces de distinguirlos. Uno de ellos fermenta etanol produciendo hidrógeno y dióxido de carbono y el otro convierte estos dos gases en metano. El procarionte que fermenta el etanol es primitivo, una muestra de cómo debieron ser las primeras células, mientras que el segundo, el procarionte metanogénico, es un productor de gas natural bastante elaborado. Juntos, ambos organismos crecen mucho más deprisa de lo que pueden hacerlo por separado, aunque microbiólogos expertos han podido hacerlos crecer aisladamente.

Existen organismos de todos los tamaños y de los cinco reinos que establecen simbiosis. Hay bacterias que viven en el tracto intestinal de animales, hongos que viven en simbiosis con algas verdes o cianobacterias que forman líquenes y, casi todas las especies de equinodermos (estrellas de mar, erizos de mar y similares), tienen uno o dos simbiontes protoctistas propios.

Todas las plantas verdes poseen su propia microflora asociada, en las hojas, enlazadas en las raíces, en los tallos y en las ramas. Las pequeñas raíces de casi todos los árboles de los bosques están recubiertas por hongos que funcionan como extensiones muy eficientes del propio sistema radicular, transportando los nutrientes esenciales para las plantas, como el fósforo y el nitrógeno hasta las raíces de los árboles. Todas las plantas leguminosas, familia que incluye a los guisantes y a las judías, han tenido un éxito espectacular gracias, al menos en parte, a las bacterias fijadoras de nitrógeno que viven en simbiosis en sus raíces.

El núcleo

En todas las células eucarióticas, la mayoría de los genes (con la información hereditaria codificada en cadenas de DNA) se hallan en el interior del núcleo. El DNA del núcleo está rodeado por proteínas y RNA y empaquetado en un número de cromosomas que pueden variar entre dos y más de mil, dependiendo de la especie. Una membrana claramente diferenciada, formada por una sola capa, encierra el núcleo y lo separa del citoplasma, el líquido que rellena el resto de la célula.

No se sabe a ciencia cierta qué presiones selectivas a lo largo de la evolución condujeron al empaquetamiento de los genes en el núcleo, pero se han propuesto tres teorías. Por razones de economía, me referiré a ellas como la hipótesis del "DNA desentrelazado", la hipótesis de "la protección frente al oxígeno" y la hipótesis del "origen simbiótico".

El DNA se replica por la polimerización complementaria de nucleótidos, como se vio en el capítulo primero. Las células eucarióticas en división, que no sólo son más grandes que las células procarióticas sino que además llevan más material genético, tienen que mantener desentrelazadas las moléculas de DNA recién sintetizadas, que son muy largas, asegurando de esta manera que cada célula hija reciba una copia completa de DNA. Los defensores de esta teoría sugieren que inicialmente apareció el núcleo con una membrana envolvente en el centro de la célula. A medida que se producía la replicación, las dos moléculas de DNA resultantes podrían unirse ellas mismas a diferentes puntos de la membrana y así se mantendrían separadas la una de la otra.

La hipótesis está apoyada por lo que a veces sucede durante la división celular en los procariontes. Cuando las células procarióticas se dividen, el DNA se reparte entre las células hijas adhiriéndose a membranas en crecimiento, bien sea en la membrana celular externa o, en algunos casos, en una compleja invaginación de ésta denominada "mesosoma"* (véase la Fig. 4-2). Por tanto se puede imaginar que en alguna bacteria ancestral el mesosoma acabó por separarse permanentemente de la membrana externa y rodear el DNA. Una vez que disponía de una membrana in-

*El mesosoma solamente aparece en las micrografías electrónicas cuando la muestra se trata con determinados reactivos. Por este motivo varios científicos creen que se trata de un artefacto, no de un orgánulo. Lo que es indudable, es que la membrana que forma el mesosoma es diferente al resto de la membrana plasmática.

Figura 4-2. Bacteria en división procedente del intestino de rata. El mesosoma ya se ha dividido; los dos mesosomas hijos se hallan en los lados opuestos de la pared que se está formando para dividir la bacteria en dos. La célula tiene aproximadamente un micrómetro de longitud. (Por cortesía de David Chase, Sepulveda Veterans Administration Hospital, Sepulveda, California.)

terna (ahora convertida en membrana nuclear) la célula podía tener incluso más DNA, replicarlo y distribuirlo a las células hijas sin que se entrelazara.

De acuerdo con la hipótesis de la protección frente al oxígeno, el núcleo rodeado por una membrana apareció para mantener el oxígeno requerido en la respiración lejos del delicado material genético. Las membranas de los eucariontes, al igual que las de los procariontes, se componen de proteínas y lípidos, pero las membranas de los eucariontes contienen además una serie de lípidos que no se encuentran en la mayoría de los procariontes. Entre estos se encuentran los compuestos por varios anillos fusionados denominados esteroides (véase la Fig. 4-3). Los esteroides requieren oxígeno para su síntesis, de modo que utilizando pequeñas cantidades de este gas para sintetizar esteroides, las células eucarióticas podían mantener el oxígeno lejos de su material genético. La necesidad de esta segregación explicaría por qué los esteroides se seleccionaron inicialmente. Más adelante le serían útiles a la célula de muchas otras maneras. Por ejemplo, debido a que las membranas eucarióticas contienen esteroides que "lubrican" las proteínas de las membranas, tales membranas son flexibles, se rompen y fusionan tácilmente, forman vesículas y envuelven orgánulos.

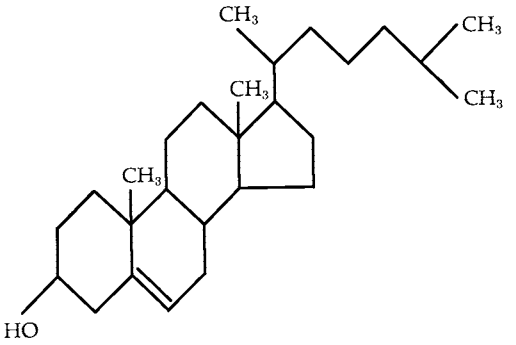


Figura 4-3. El colesterol, un esteroide típico. Aunque tiene mala fama debido a que oblitera las arterias de los pacientes con arteriosclerosis, el colesterol es imprescindible para la síntesis de la vitamina D y las hormonas sexuales.

J. Goksøyr, botánico noruego, J. Pickett-Heaps, citólogo vegetal de la Universidad de Colorado y H. Hartman del Massachusetts Institute of Technology han considerado la hipótesis formulada al comienzo de esta centuria por el biólogo ruso K. C. Mereschkowsky. Según esta hipótesis, el núcleo se originó por simbiosis; el núcleo sería el remanente de un simbionte que invadió la célula hospedadora para perder después la mayor parte de su citoplasma. Esta teoría necesitaría mayor detalle: ¿Qué clase de simbionte invadió a qué clase de hospedador? ¿Qué pasó con el DNA de la célula hospedadora?

Los defensores de esta teoría tendrían también que explicar el funcionamiento conjunto de la maquinaria genética del núcleo y del citoplasma. En todos los eucariontes, el DNA del núcleo dirige por mediación del RNA mensajero, la síntesis de proteínas en los ribosomas que flotan en el citoplasma. Personalmente, creo que el núcleo y el citoplasma son partes integrantes de un sistema genético coordinado y que siempre lo han sido. Por lo tanto, y de acuerdo con las pruebas con las que contamos en la actualidad, no veo la necesidad de involucrar la simbiosis en el origen del núcleo, aunque sí creo que es necesaria para explicar la evolución de otros orgánulos.

Las dos primeras hipótesis (que las membranas nucleares se diferenciaron en el interior de las células permitiendo la distribución adecuada del DNA recién sintetizado sobre las células hijas y, protegiendo el material genético del oxígeno) me parecen correctas y creo que ambos requisitos jugaron un importante papel en la evolución de la membrana nuclear.

Cualquiera que fuera su origen, la membrana nuclear tuvo probablemente una influencia directa en el desarrollo de los cromosomas, que son complejos de DNA y proteínas densamente enrollados. Los grupos fosfato de las cadenas del DNA tien-

den a ionizarse negativamente y a repelerse unos a otros. Por lo tanto, podría esperarse que el DNA no tolerara un empaquetamiento denso. Sin embargo, el fluido del núcleo tiene una concentración de iones sodio notablemente superior al del resto de la célula y los iones de sodio (positivos) tienden a neutralizar los grupos fosfato que de otro modo se repelerían mutuamente. De esta manera, el ambiente especial encerrado por la membrana nuclear puede haber favorecido la formación de cromosomas. Actualmente, en la mayoría de los eucariontes la carga negativa de las moléculas de DNA es neutralizada por la carga positiva de las proteínas cromosómicas denominadas histonas.

Las mitocondrias

Las mitocondrias son pequeños cuerpos, típicamente ovoides y rodeados por una membrana, que flotan en el citoplasma (véase la Fig. 4-4). Normalmente, las célu-

Figura 4-4. Mitocondrias en una célula de rata. m = mitocondria; cm = membrana externa de la célula. Cada mitocondria tiene alrededor de un micrómetro de longitud. (Por cortesía de David Chase, Sepulveda Veterans Administration Hospital, Sepulveda, California.)

las eucarióticas contienen bastantes mitocondrias (aunque ciertas células contienen sólo una). Todos los enzimas respiratorios de los eucariontes se hallan en las mitocondrias, que son potentes generadores de ATP; por lo tanto la evolución de las mitocondrias incrementó la eficiencia de la generación de energía en el interior de las células.

A diferencia de los procariontes, que pueden fermentar muchos compuestos orgánicos diferentes e incluso extraer energía de ciertos compuestos inorgánicos, todos los eucariontes respiradores obtienen la energía de forma muy parecida. Normalmente el metabolismo comienza en el citoplasma, donde moléculas alimenticias, como la glucosa, son fermentadas produciendo ácido pirúvico. Las moléculas de ácido pirúvico se transforman en un compuesto denominado acetilcoenzima A, que penetra en las mitocondrias. En el interior de las mitocondrias tiene lugar una serie cíclica de reacciones conocida por ciclo del ácido cítrico o de Krebs. Algunas de estas reacciones rompen las moléculas orgánicas liberando dióxido de carbono. En consecuencia, los eucariontes liberan dióxido de carbono como producto residual de la respiración.

Durante el ciclo de Krebs, se transfieren átomos de hidrógeno procedentes de pequeños compuestos de carbono, a una cadena de transporte de electrones formada por la misma clase de compuestos, citocromos y otros, que forman la cadena de transporte de electrones en las bacterias aeróbicas. Las cadenas de transporte de electrones de los eucariontes son todas sorprendentemente parecidas. En todas ellas, el aceptor final de electrones es el oxígeno, que después de recibir los electrones, se reduce a agua.

Las células eucarióticas usan ATP de la misma manera que lo hacen las procarióticas, como fuente de energía para las reacciones de construcción de material celular. El ATP es el transportador más importante de energía de la célula. Los primeros pasos en la ruptura de la glucosa, por ejemplo, necesitan ATP para "cebar la bomba". Además, numerosos tipos de movimientos celulares requieren ATP; las corrientes intracelulares, el movimiento de los undulipodios (cilios y flagelos de los eucariontes), la contracción de los músculos y el movimiento de los cromosomas durante la mitosis. Cuando el ATP se acaba, estos movimientos cesan: "se les acaba la gasolina", hasta que se genera más ATP. La necesidad de ATP para efectuar movimientos es una característica de los eucariontes, ya que los procariontes no necesitan para ello ni oxígeno ni ATP.

Los enzimas que catalizan las transformaciones respiratorias productoras de ATP, están dispuestos en las capas interiores de las membranas mitocondriales (véase la Fig. 4-5). Debido tanto a que la extracción de la energía almacenada en la mayoría de las moléculas de glucosa, como a que la mayor parte de la generación de ATP tiene lugar en el interior de las mitocondrias, se ha llamado a estos orgánulos "las centrales eléctricas de la célula". Sin embargo, las mitocondrias son algo más que centrales eléctricas, también contienen algunos de los enzimas necesarios para la síntesis de esteroides. Los primeros pasos en la vía metabólica de la síntesis

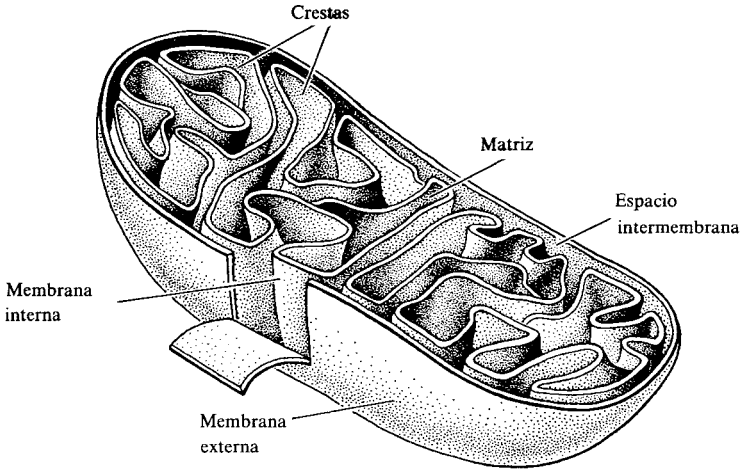


Figura 4-5. Corte tridimensional de una mitocondria típica. La membrana externa está conectada con el retículo endoplasmático y con la membrana nuclear (véase la Figura 1-1). Las crestas (los repliegues de la membrana interna) alojan a las moléculas de la cadena de transporte de electrones respiratoria. Las reacciones del ciclo de Krebs tienen lugar en la matriz, el espacio rodeado por la membrana interna. (Dibujo de Laszlo Meszoly.)

de esteroides se producen en el citoplasma, pero los últimos se llevan a cabo en las membranas mitocondriales; los dos sistemas cooperan en la síntesis del producto final.

¿Cómo evolucionaron las mitocondrias en las primeras células eucarióticas? Conforme el oxígeno de la atmósfera aumentaba, surgieron microorganismos no ya fotosintéticos, sino únicamente respiradores, que dependían enteramente del oxígeno para su metabolismo. Yo creo que aquellas bacterias aeróbicas con sistemas respiratorios parecidos a los de las mitocondrias, entablaron una asociación, primero casual, después más estable y finalmente permanente, con bacterias anaeróbicas de mayor tamaño. Quizás la primera relación entre aeróbicos y anaeróbicos fue la misma que entre depredador y presa (véase la Fig. 4-6). Algunos anaeróbicos desarrollarían tolerancia hacia sus depredadores, que de esta manera se alojarían durante largos períodos en el interior de la célula hospedadora, rica en nutrientes. La tolerancia habría requerido al menos, la protección del DNA de la célula hospedadora frente al oxígeno que el hospedador aeróbico necesitaba para vivir y crecer. Si esta tesis es correcta, la célula hospedadora habría desarrollado una membrana nuclear para proteger su DNA de los huéspedes venenosos.

Estas asociaciones se verían favorecidas a medida que se incrementaba el oxígeno en la atmósfera. A diferencia de los anaeróbicos, que no habían desarrollado

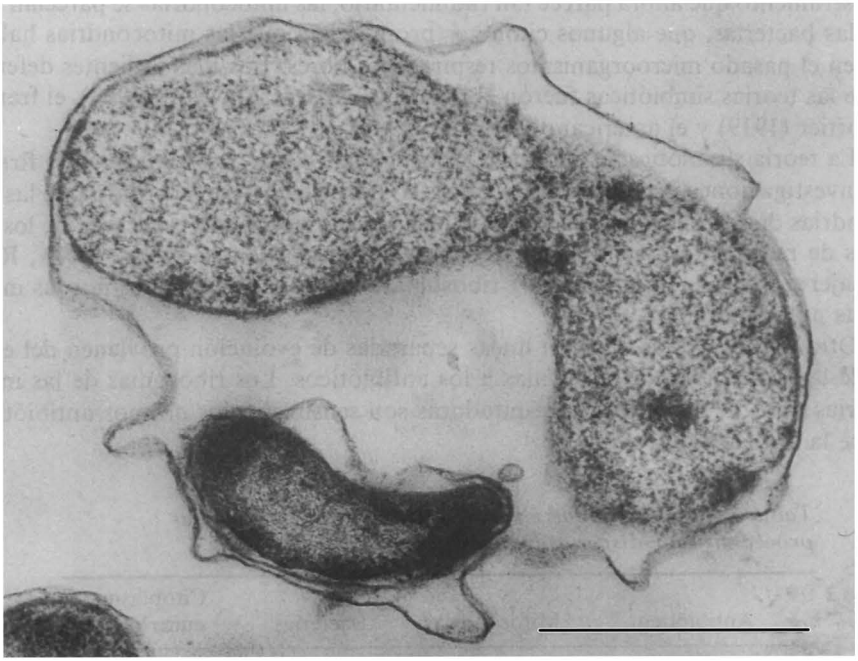


Figura 4-6. La bacteria depredadora *Bdellovibrio* (cuerpo oscuro y pequeño) en el interior de la célula de otra especie bacteriana. El *Bdellovibrio* vive en el espacio que se halla entre la pared celular del hospedante y la membrana celular flexible. La raya representa una longitud de 0,5 micrómetros (por cortesía de H. Stolp, Bayreuth University).

membranas nucleares, la célula hospedadora no estaba constreñida a vivir en los ambientes anaeróbicos, cuyo número iba disminuyendo y, además, podía aprovechar los productos energéticos del eficiente metabolismo aeróbico de su ambiente. Los pequeños simbiontes aeróbicos, por su parte, vivían en un medio rico en nutrientes —los productos residuales de la fermentación de sus hospedadores— y se hallaban protegidos de los peligros de la vida en libertad. En algún momento, los hospedadores se hicieron completamente dependientes de sus anteriores enemigos y los hospedados renunciaron a la vida libre, convirtiéndose en las primeras mitocondrias. Las mitocondrias son, por lo tanto, células en el interior de otras células. Conforme hospedador y hospedado se hacían más dependientes el uno del otro, evolucionaron hasta producir la célula eucariótica moderna.

La teoría simbiótica del origen de las mitocondrias no es nueva. Los citólogos describieron por primera vez las mitocondrias alrededor de 1840, una vez introducido el microscopio compuesto de alto poder de resolución. Incluso observadas con

un instrumento que ahora parece tan rudimentario, las mitocondrias se parecían tanto a las bacterias, que algunos citólogos propusieron que las mitocondrias habían sido en el pasado microorganismos respiradores libres. Los más ardientes defensores de las teorías simbióticas fueron el ruso K. C. Mereschkowsky (1909), el francés P. Portier (1919) y el americano I. Wallin (1927).

La teoría simbiótica se apoya en la actualidad sobre bases mucho más firmes. Las investigaciones realizadas en muchos laboratorios han demostrado que las mitocondrias de todos los organismos contienen los componentes esenciales de los sistemas de replicación bacterianos. Las mitocondrias tienen su propio DNA, RNA mensajero, RNA de transferencia y ribosomas. Todos ellos envueltos por las membranas mitocondriales.

Otras pruebas que sugieren líneas separadas de evolución provienen del estudio de la sensibilidad de las células a los antibióticos. Los ribosomas de las mitocondrias y los de las bacterias respiradoras son sensibles a los mismos antibióticos (véase la Tabla 4-1).

*Tabla 4.1. Sensibilidad a varios antibióticos de ribosomas procedentes de distintas fuentes**

Antibiótico	Mitocondrias	Bacterias	Citoplasma eucariótico
Puromicina	+	+	+
Tioestreptina	+	+	–
Cicloheximida	–	–	+
Anisomicina	–	–	+
Cloramfenicol	+	+	–
Eritromicina	+	+	–
Lincomicina	+	+	–
Neomicina	+	+	–
Estreptomicina	+	+	–
Tetraciclina	+	+	–

* +, Sensible, definido como bloqueo de la incorporación de aminoácidos a las proteínas con pequeñas concentraciones del antibiótico
–, Resistente, definido como velocidad e intensidad de incorporación de aminoácidos a las proteínas idénticas en presencia y ausencia del antibiótico

Una vez convertidas en simbiontes, las mitocondrias comenzaron a perder su independencia genética y las cantidades de DNA y de RNA empezaron a disminuir. Parte de esta disminución fue probablemente el resultado de la selección natural contra la redundancia que acompaña con frecuencia a la evolución de las simbiosis. Por ejemplo, si los dos miembros de una simbiosis sintetizan un nutriente necesario, uno de ellos perderá con el tiempo la capacidad de sintetizarlo, haciéndose así más

y más dependiente del otro. Las mitocondrias de las células del hígado de las ratas, por ejemplo, tienen menos del 10% del DNA que la mayoría de las bacterias.

Actualmente los dos sistemas genéticos —nuclear y mitocondrial— son extremadamente interdependientes. Por ejemplo, en el moho *Neurospora* los genes del núcleo codifican el enzima RNA polimerasa que engancha los nucleótidos a las moléculas de RNA en el interior de las mitocondrias. Aunque el DNA nuclear especifica la secuencia de aminoácidos de la RNA polimerasa, que es sintetizada en el citoplasma, el enzima forma parte de la maquinaria del sistema genético mitocondrial.

Eucariontes sin mitocondrias

Una forma de conocer las funciones realizadas estrictamente por las mitocondrias es estudiar los eucariontes que carecen de dichos orgánulos. Los únicos eucariontes que carecen de mitocondrias en todos los estadios de su ciclo vital, son ciertos extraños protistas, algunos de los cuales viven simbióticamente en el intestino de los insectos. Algunos de estos microorganismos, los hipermastigotas, son muy móviles y de ninguna forma eucariontes primitivos (véase la Figura 4-7). Es decir, que no evolucionaron antes del origen de las mitocondrias, sino que perdieron las mitocondrias después de que comenzaran a vivir en las condiciones anaeróbicas del intestino de los insectos. Algunos simbiontes que viven en el intestino de las termitas tienen parientes de vida libre que sí contienen mitocondrias y tanto unos como otros poseen sistemas mitóticos bien desarrollados, lo que sugiere que no son reliquias de los protistas más primitivos.

Si, según parece, todos los eucariontes necesitan los productos del metabolismo mitocondrial, ¿cómo se las arreglan los protistas de las termitas para conseguir estos productos? Parece ser que tienen sustitutos de las mitocondrias, puesto que son los hospedantes de bacterias endosimbióticas que tienen el mismo aspecto y actúan de la misma forma que las mitocondrias (véase la Fig. 4-8). Del mismo tamaño y distribuidos de la misma manera que las mitocondrias, estas bacterias simbióticas realizan probablemente el mismo servicio a sus hospedadores que las mitocondrias, oxidan los alimentos. Sin embargo, están mejor adaptadas a ambientes pobres en oxígeno (como el intestino de las termitas) que las mitocondrias.

Pelomyxa palustris es un organismo eucariótico genuinamente primitivo. Esta ameba gigante que se encuentra en el lodo de los lagos tiene también sustitutos de las mitocondrias (véase la Fig. 4-9). Cientos de bacterias simbióticas, de al menos tres tipos distintos (probablemente dos especies) viven agrupadas alrededor de los muchos núcleos de la ameba y dispersas por el citoplasma. Dado que no existen organismos cercanos con los que establecer una comparación, es difícil saber si *Pelomyxa* tuvo alguna vez mitocondrias o si las perdió. Parece haber resuelto el problema de la respiración aeróbica de forma diferente a los restantes eucariontes. Si se trata *Pelomyxa* con antibióticos letales para sus bacterias endosimbióticas, se acumula el ácido láctico en el citoplasma, lo que sugiere que *Pelomyxa* depende de los

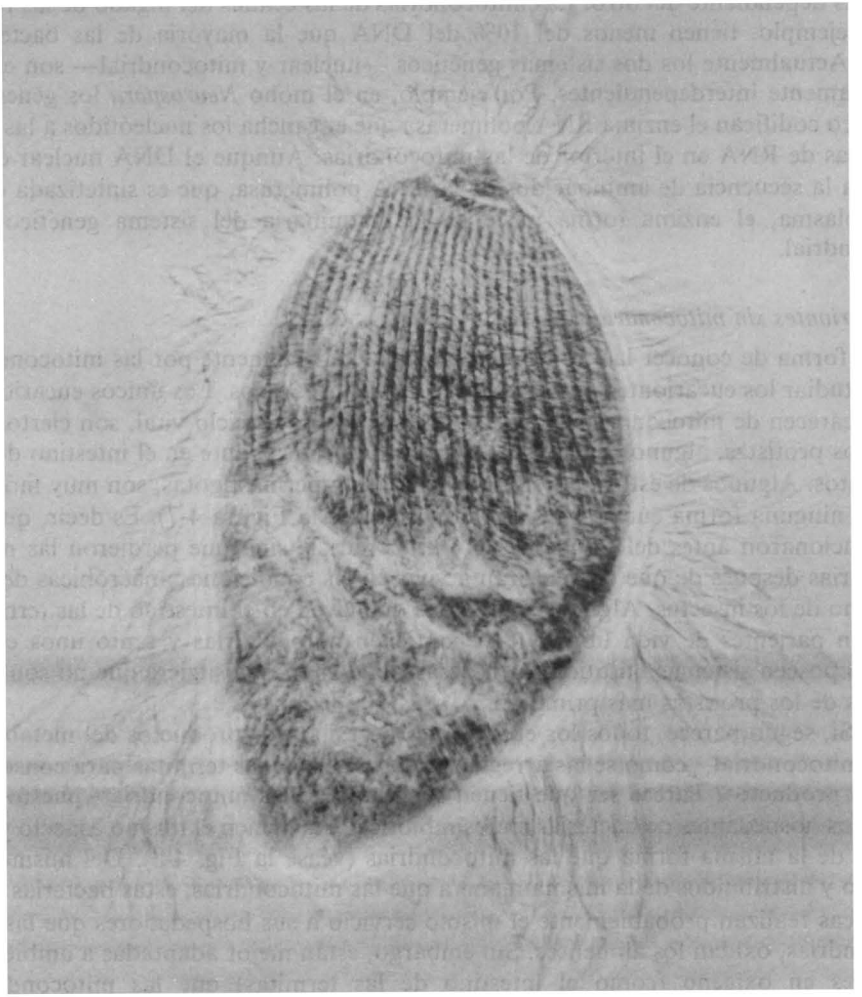


Figura 4-7. Trichonympha ampla, protista que vive en el ciego intestinal de la termita *Pterotermes occidentis*, está cubierta por miles de undulipodios (flagelos eucarióticos).Este espécimen tiene unos 0,2 mm de longitud. (Por cortesía de David Chase, Sepulveda Veterans Administration Hospital, Sepulveda, California.)

sustitutos de las mitocondrias para oxidar los productos finales de la fermentación de la glucosa, de la misma manera que si se tratara de mitocondrias.

Los hipermastigotas y otros protistas que han perdido sus mitocondrias y que

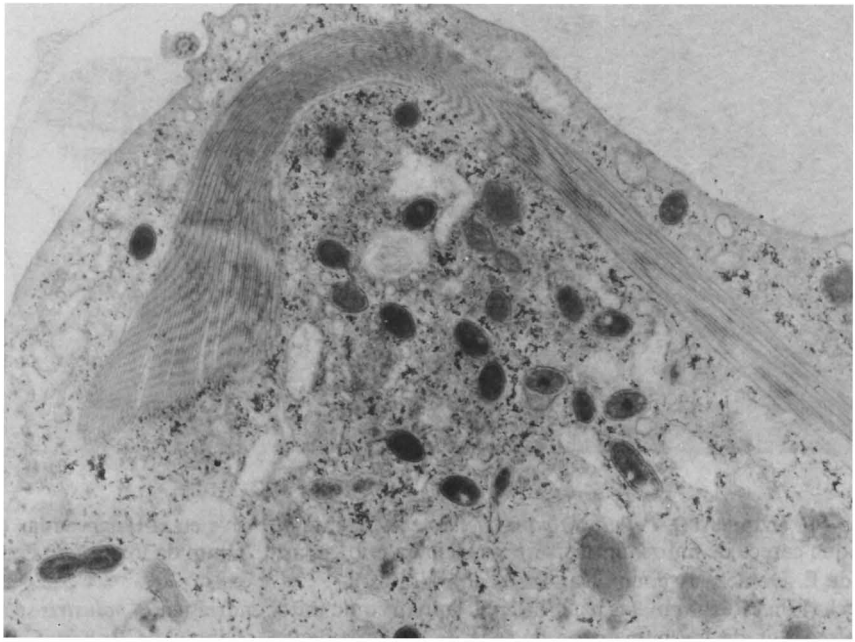
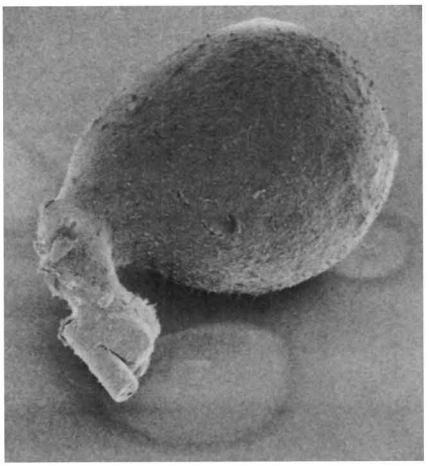


Figura 4-8. Bacterias (óvalos oscuros) que actúan como sustitutos de las mitocondrias en *Pyrsonympha*, un protista que vive en el ciego intestinal de las termitas. Una de las bacterias en la parte inferior izquierda se está dividiendo. Las bacterias miden unos 0,25 micrómetros de longitud. (Por cortesía de David Chase, Sepulveda Veterans Administration Hospital, Sepulveda, California.)

carecen también de sustitutos de éstas, son incapaces de formar aparatos de Golgi, que son secciones especializadas muy plegadas del sistema de membrana interno de los eucariontes (véase la Fig. 4-10). Además de los esteroides y lípidos normales de las membranas, el aparato de Golgi es también el almacén de otros productos celulares. El aparato del Golgi se halla más desarrollado en las células que secretan proteínas especializadas, tales como enzimas digestivos y mucus glandular. Estos productos se sintetizan en las membranas del aparato de Golgi y las partes maduras del aparato se separan del mismo formando vacuolas, bolsas membranosas en cuyo interior se hallan los productos. En un momento dado, las vacuolas se desplazan hacia la membrana exterior y se fusionan con ella, expulsando al exterior su contenido.

Los organismos o las células que no realizan estas funciones disponen de aparatos de Golgi con membranas menos desarrolladas o carecen de ellas totalmente.



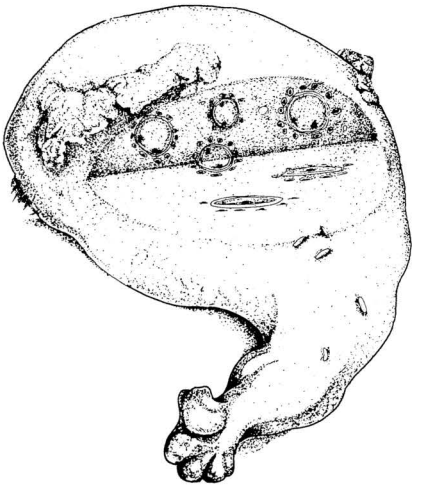


Figura 4-9. (Izquierda). *Pelomyxa palustris*, ameba gigante que vive en el fango de las charcas y que carece de mitocondrias. Este espécimen mide unas 0,25 mm de longitud. (Por cortesía de E. Daniels, Argonne National Laboratories.)
(Derecha) En este dibujo, las bacterias que actúan como mitocondrias en *P. palustris* se agrupan alrededor de los numerosos núcleos de su hospedador. (Dibujo de Robert Golder.)

Todos los procariontes carecen de aparato de Golgi y también carecen de él todos los eucariontes que no poseen mitocondrias o sustitutos de mitocondrias. La correlación casi perfecta entre la presencia del aparato de Golgi y la presencia de mitocondrias (o sus sustitutos) sugiere que para la formación y funcionamiento del aparato de Golgi se necesitan algunos productos mitocondriales, quizás los esteroides. Por lo tanto, las mitocondrias hacen bastante más que proveer a la célula de grandes cantidades de ATP. Aunque se originaron como simbiontes independientes en la actualidad son una parte integrante e imprescindible de la célula.

Plástidos

Una vez que las nuevas células eucarióticas estuvieron bien integradas con sus hospedadores, algunas de las nuevas células eucarióticas adquirieron un nuevo endosimbionte, un procarionte fotosintético, añadiendo de esta manera la fotosíntesis al repertorio de reacciones generadoras de energía de los eucariontes. Dichos simbiontes llegaron a ser completamente dependientes de los hospedadores al igual que las bacterias convertidas en mitocondrias, y con el tiempo, evolucionaron convirtiéndose en plástidos, orgánulos pigmentados rodeados por una membrana que se encuentra en todos los eucariontes fotosintéticos (véase la Fig. 4-11).

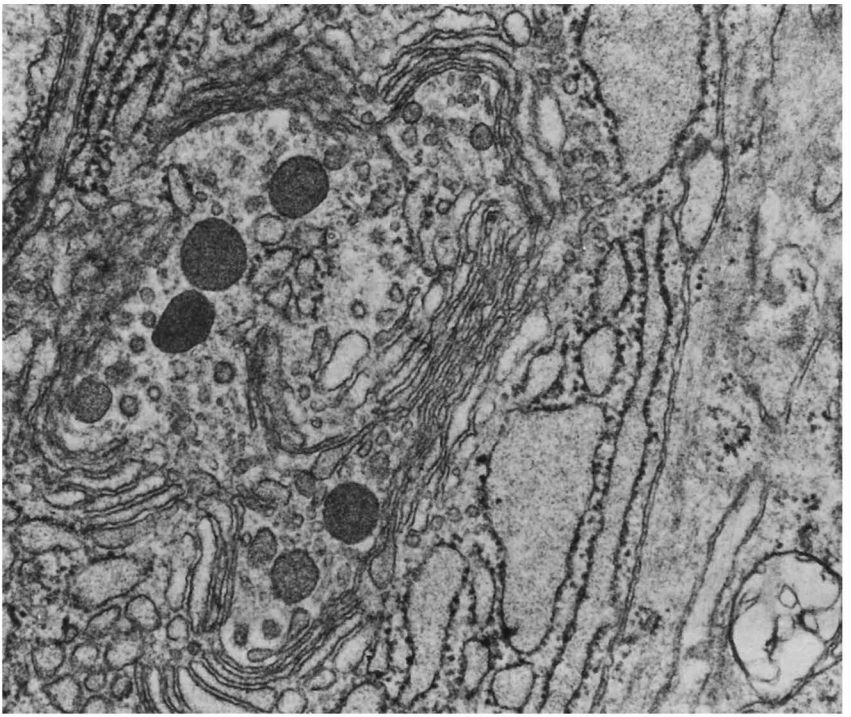


Figura 4-10. Aparato de Golgi en una célula de intestino de ratón. (Por cortesía de David Chase, Sepulveda Veterans Administration Hospital, Sepulveda, California.)

Los primeros eucariontes fotosintéticos fueron probablemente las algas. Con el término alga, que se traduce simplemente como "plantas acuáticas", se describe más una forma de vida que un grupo de organismos relacionados entre sí. Con este término se ha hecho referencia tradicionalmente a la mayoría de los organismos acuáticos que viven mediante la fotosíntesis y liberan oxígeno. Muchas algas son unicelulares y microscópicas, otras en cambio, como las macrofeofíceas se encuentran entre los organismos de mayor tamaño. En la actualidad se considera que las algas son protoctistas, aunque en su momento fueron incluidas en el reino vegetal. Muchas características las distinguen de las plantas, pero las más importantes son la no formación de embriones ni de órganos sexuales multicelulares. Muchas algas unicelulares son exactamente iguales a otros protistas relacionados con ellas, excepto en que estos últimos carecen de plástidos y son, por consiguiente, incapaces de producir alimento a través de la fotosíntesis. Otras algas tienen unas características

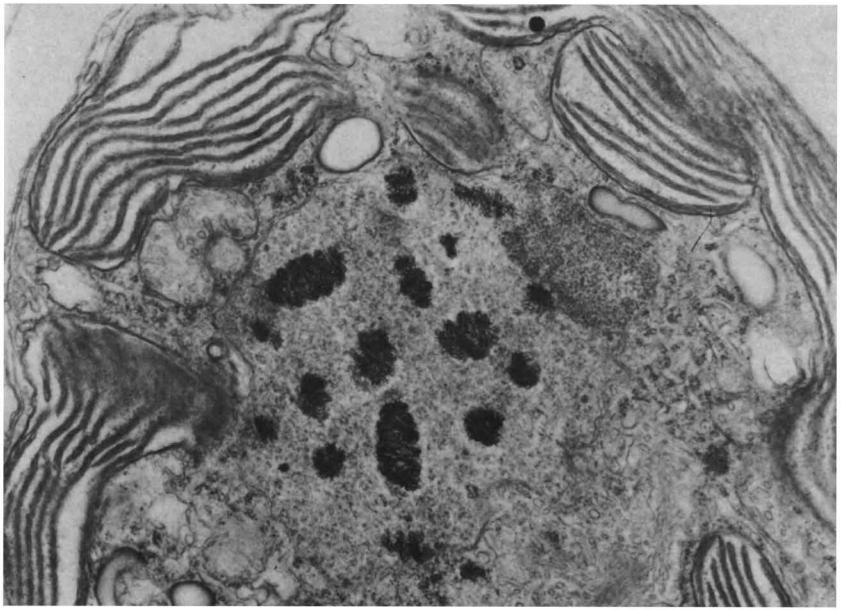


Figura 4-11. Plástidos de *Symbiodinium microadriaticum*, un dinoflagelado protista que vive simbióticamente en muchos corales. Pueden apreciarse las capas apiladas de tilacoides en los plástidos. Los cuerpos oscuros en el centro de la fotografía son los cromosomas de *Symbiodinium.* Los plástidos miden unos dos micrómetros de longitud. (Por cortesía de R. Trench, Universidad de California, Santa Barbara.)

muy especiales, como por ejemplo *Caulerpa*, que habita en los mares tropicales y tiene estructuras con aspecto engañosamente parecido al de raíces, tallos y hojas (véase la Fig. 4-12). Este organismo, que puede alcanzar hasta un metro de altura es, de hecho, una enorme célula que contiene millones de mitocondrias, núcleos y cloroplastos (plástidos verdes), todo ello englobado por la misma membrana externa. Por ello no puede considerarse a *Caulerpa* como una planta.

Es muy difícil precisar con exactitud el momento en que se originaron las primeras algas eucarióticas, pues sólo disponemos de observaciones dispersas. Al llegar el Período Ordovícico, hace unos 500 millones de años, ya vivían bajo el agua algas multicelulares bien desarrolladas. Muy pronto aparecieron también las algas rojas. Aunque las pruebas microscópicas son equívocas, se han hallado en cambio láminas orgánicas macroscópicas que recuerdan al alga *Ulva* en las rocas del Grupo Dal en Canadá, de unos mil millones de años de antigüedad.

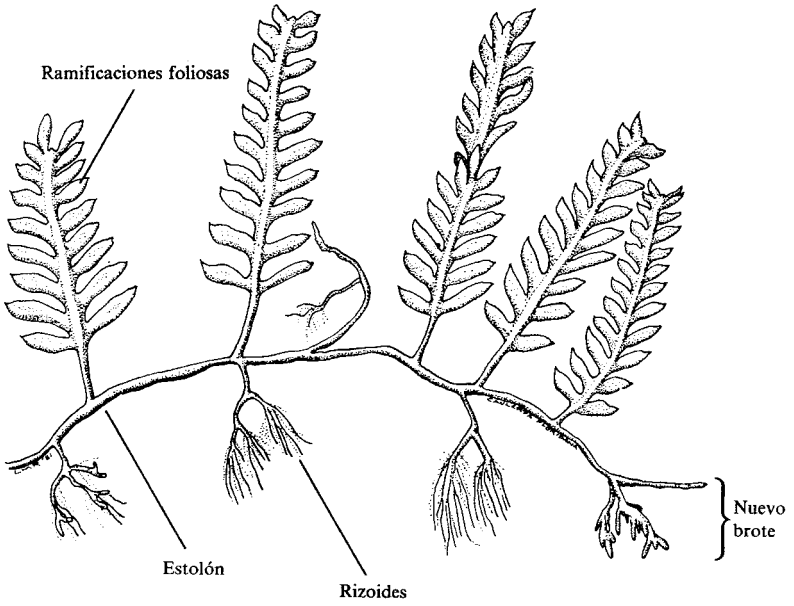


Figura 4-12. Caulerpa floridana, un alga marina tropical, forma muchas estructuras que superficialmente parecen plantas, pero en realidad se trata de una sola célula gigantesca. Las ramificaciones foliosas pueden crecer hasta alcanzar más de 50 cm de longitud. (Dibujo de Linda M. Reeves.)

Los pigmentos fotosintéticos de todas las algas están ligados a membranas en el interior de plástidos. Distintos grupos de algas se diferencian en el color de sus pigmentos. Los cloroplastos son verdes, los rodoplastos rojos, los feoplastos marrones y los crisoplastos dorados. En todas las plantas, en cambio, los plástidos que llevan a cabo la fotosíntesis son cloroplastos. Además, existen otros tipos de plástidos, tales como los amiloplastos que no poseen pigmentos y que almacenan almidón y los cromoplastos que están pigmentados pero no son fotosintéticos.

Todas las células de las plantas contienen alguna clase de plástidos. Incluso las células que no son ni verdes ni fotosintetizadoras (por ejemplo, las de las raíces o semillas) contienen plástidos y lo mismo sucede con aquellas plantas parásitas incapaces de fotosintetizar. No se sabe con seguridad la función que cumplen los plástidos no fotosintéticos, pero probablemente producen lípidos y enzimas cruciales para el resto de la célula.

La unión entre organismos no fotosintéticos y otros capaces de producir sus propios nutrientes a partir de la energía solar ha ocurrido con mucha frecuencia.

El molusco bivalvo *Tridacna*, por ejemplo, puede alcanzar hasta ciento veinte centímetros de longitud alimentándose, en parte, por medio de las algas simbióticas que realizan la fotosíntesis entre las células de su manto. Las hidras verdes completan su dieta de pequeños crustáceos exponiéndose al sol para estimular de esta forma la fotosíntesis de las algas simbióticas que viven en el interior de sus células. Al alimentarse de algas, algunos nudibranquios marinos adquieren los cloroplastos de aquéllas. En el interior de las células de los nudibranquios estos cloroplastos funcionan con bastante independencia, fotosintetizando alimento tanto para sí mismos como para el molusco hospedador. Este tipo de asociación, por lo tanto, puede presentarse a diferentes niveles, entre autótrofos y heterótrofos multicelulares, entre formas unicelulares e incluso entre células animales y cloroplastos.

Si los plástidos se hubieran originado a través de la simbiosis y no en el interior de las células algales, podríamos esperar que, como en el caso de las mitocondrias, los plástidos conservaran todavía rasgos de sus antepasados procarióticos. Algunas pruebas nos indican que efectivamente es así. Los procesos fotosintéticos de los diferentes tipos de algas de las plantas y de las cianobacterias, son, exceptuando pequeñas diferencias en los pigmentos, muy parecidos. La clorofila y las cadenas transportadoras de electrones, tanto en las cianobacterias como en los plástidos, están dispuestas en membranas multilaminares denominadas tilacoides. Los plástidos poseen su propio DNA y RNA y pueden sintetizar parte de las proteínas que forman sus membranas. El DNA de los genes de los plástidos se parece al DNA de las células procarióticas; es una molécula circular no revestida por las proteínas (histonas) que cubren el DNA de los eucariontes.

Ford Doolittle, bioquímico de la Dalhousie University (Halifax, Nueva Escocia) ha comparado la secuencia de bases del RNA ribosómico de los plástidos del alga roja *Porphyridium* con las secuencias del RNA ribosómico procedente de otras fuentes, como por ejemplo de la cianobacteria cocoidal (esférica) *Synechococcus* y de los cloroplastos del protista verde unicelular *Euglena*. El RNA de los cloroplastos de *Porphyridium* resultó ser más parecido al RNA de estas dos últimas fuentes que al RNA de su propio citoplasma (véase la Tabla 4-2). Doolittle ha interpreta-

Tabla 4.2. Grados de similitud entre el RNA ribosómico de los rodoplastos de Porphyridium *y el RNA ribosómico de otras procedencias*

Procedencia	Similitud (%)
Synechococcus (cianobacteria)	42
Euglena (cloroplasto)	33
Porphyridium (citoplasma)	menos del 15

Fuentes: W.F. Doolittle, Dalhousie University. (Basado en datos sobre la secuencia de nucleótidos del RNA, simplificados.) Para referencias y discusión, se puede consultar: L. Margulis, *Symbiosis in Cell Evolution* (1981)

do estos datos como indicativos de que las cianobacterias cocoidales son las antecesoras de los rodoplastos de las rodofíceas. Trabajos similares sugieren que el procarionte *Prochloron* originó los cloroplastos de las clorofíceas.* Desafortunadamente nadie ha encontrado todavía pigmentos marrones o amarillos en procariontes de vida libre, de manera que el origen de los crisoplastos de algas doradas y de los feoplastos de algas marrones sigue siendo difícil de inferir.

La teoría simbiótica del origen de los plástidos propone que la fotosíntesis fue adquirida muchas veces, y en forma ya desarrollada y refinada, por varios tipos de células heterotróficas con núcleo, es decir protozoos (el término tradicional para los protistas no fotosintéticos). Tras adquirir procariontes fotosintéticos, estos protozoos se convirtieron en algas móviles o inmóviles, dependiendo de si el protozoo era también móvil o inmóvil. Las algas móviles poseían la eficiencia, la rapidez de movimientos y la capacidad de desarrollo de los protozoos, junto a las reacciones fotosintéticas de los procariontes aeróbicos. Así mismo, disponían de dos formas de generar ATP, mediante las reacciones lumínicas de la fotosíntesis y mediante la respiración. No es de extrañar que llegaran a dominar los océanos y otros ambientes acuáticos del mundo constituyendo el fitoplancton. En esta forma ha continuado tal dominación hasta el presente, y además, algunas algas verdes finalmente dieron lugar a las plantas terrestres.

Undulipodios

Muchos biólogos creen que la evidencia favorece la teoría simbiótica del origen de las mitocondrias y de los plástidos. Personalmente creo que hay además un tercer grupo de orgánulos, los undulipodios, que llegaron a asociarse con las células eucarióticas a través de la simbiosis. Pero he de mencionar, sin embargo, que sólo unos pocos biólogos están de acuerdo con mi explicación sobre el origen de este tercer grupo de orgánulos. L. S. Dillon, por ejemplo, rechaza la simbiosis como mecanismo evolutivo para cualquier orgánulo celular (véase las lecturas recomendadas, página 97).

No hay ninguna diferencia básica entre los flagelos y los cilios eucarióticos. Se llaman flagelos si son largos y escasos, como las colas de los espermatozoides y, si son cortos y abundantes, como los que brotan de la superficie de las células en la tráquea y en los conductos nasales, se llaman cilios (véase la Fig. 4-13). Cuando se mueven, impulsan a la célula a través del medio o, si la célula está fija, mueven las partículas de su entorno. Los cilios de la tráquea, por ejemplo, causan el movimiento del mucus, lo que es esencial para mantener limpios los conductos nasales y para despejar la garganta. Con algunas excepciones importantes, todos los protoctistas, tanto si tienen plástidos y por tanto se consideran algas, como si carecen

**Prochloron*, un procarionte de color verde con aspecto similar a una cianobacteria cocoidal, tiene los dos tipos de clorofila (*a* y *b*) que se encuentran en los plástidos de las plantas y algas verdes. Las cianobacterias tienen únicamente clorofila *a*.

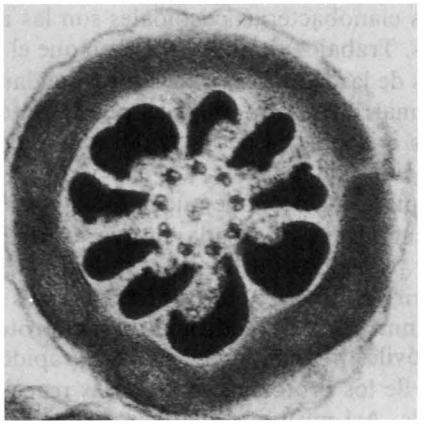


Figura 4-13. (Izquierda). Sección transversal de la cola de un espermatozoide de rata. La cola tiene un micrómetro de diámetro. (Por cortesía de N. J. Alexander, Oregon Regional Primate Research Center, Beaverton, Oregon.)
(Derecha). Sección transversal de los cilios que recubren las células de los oviductos de macacos rhesus. (Por cortesia de Robert M. Brenner, Reproductive Biology, Oregon Regional Promate Center, Beaverton, Oregon.)

de ellos y se consideran protozoos, tienen flagelos y cilios. Si están recubiertos de cilios se llaman ciliados y si tienen flagelos, tradicionalmente se han llamado flagelados o mastigotas. Como el término *flagelo* se reserva en este libro para las bacterias, utilizaré el término *mastigotas* para los "flagelados" eucarióticos. Tales orgánulos del movimiento debieron ya evolucionar en los eucariontes primitivos. Desafortunadamente, como los mastigotas primitivos tenían cuerpos blandos y frágiles no dejaron en las rocas ninguna huella de su existencia y, por ello, sólo cabe especular sobre sus orígenes.

Los flagelos y cilios eucarióticos, tanto si proceden del espermatozoide de un helecho como de los conductos nasales de un ratón, están compuestos de haces de fibras y poseen una estructura sorprendentemente uniforme. Vistos en sección transversal tiene un diámetro de un cuarto de micrómetro* y muestran un círculo de pares de microtúbulos como cilindros diminutos (véase la Fig. 4-14). Generalmente hay además dos microtúbulos adicionales en el centro del círculo. Esta disposición se conoce con el nombre de modelo 9 + 2. En todos los undulipodios eucarióticos

*Un micrómetro (a veces mal llamado una micra) = una millonésima de metro. Las bacterias suelen medir alrededor de un micrómetro de diámetro.

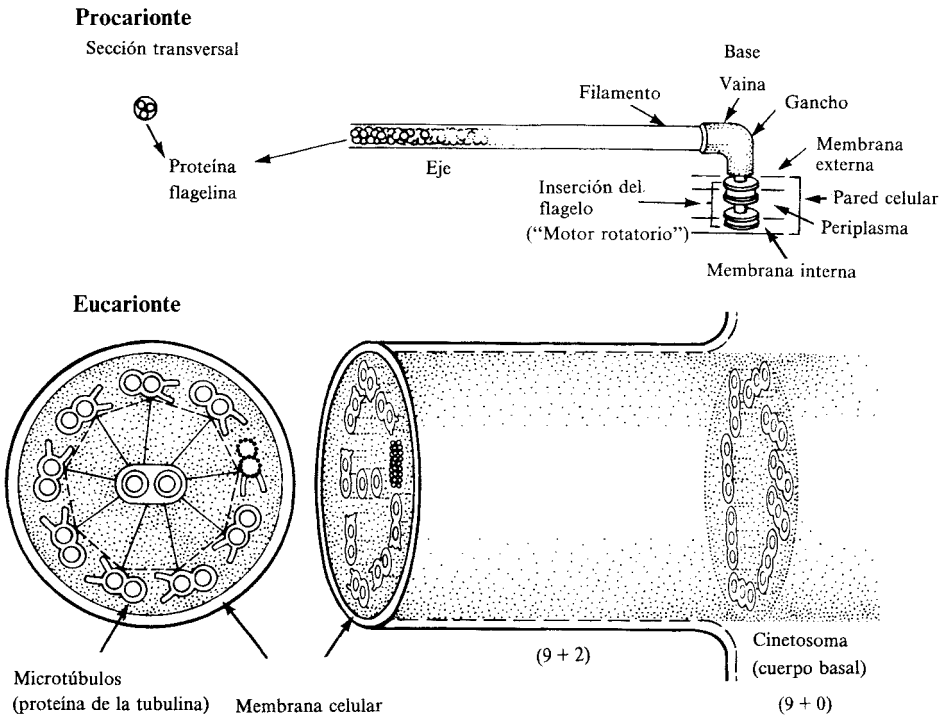


Figura 4-14. El undulipodio (cilio o flagelo 9 + 2) de los eucariontes comparado con el flagelo de los procariontes. Muestra el "motor rotatorio" enclavado en la pared celular gramnegativa.

los microtúbulos tienen un diámetro de unos 240 angstroms* y se componen de varias proteínas similares denominadas tubulinas. Los cilios y flagelos eucarióticos se originan siempre a partir de unas estructuras llamadas cuerpos basales (término antiguo) o cinetosomas, que tienen nueve tripletes de microtúbulos pero carecen del par central.

Como los cilios y flagelos eucarióticos son tan parecidos entre sí y tan distintos de los flagelos bacterianos, mucho más pequeños y formados por un solo filamento, se ha sugerido que una terminología más apropiada debería reservar el término flagelo para los procariontes y utilizar el de undulipodios (pies ondulantes) para los eucariontes, terminología que seguiré en adelante.

Se han encontrado trazas de RNA en el interior de los cinetosomas, hallazgo

*Un angstrom = una diezmilésima de millonésima de metro = 0,00000000001 m. Un átomo de hidrógeno tiene alrededor de un angstrom de diámetro. Diez mil angstroms = 1 micrómetro.

que parece apoyar el punto de vista de que los undulipodios se originaron a través de una unión simbiótica. Mi hipótesis es que los undulipodios descienden de bacterias de vida libre similares a las espiroquetas (véase la Fig. 4-15). Existen numerosos tipos de estas bacterias helicoidales y de pequeño diámetro. Algunas son de vida libre y habitan ambientes acuosos como charcas y tapetes microbianos, pero los más conocidos son simbiontes o parásitos que viven asociados a insectos, moluscos o mamíferos. Por ejemplo, la espiroqueta *Treponema pallidum* es el organismo causante de la sífilis.

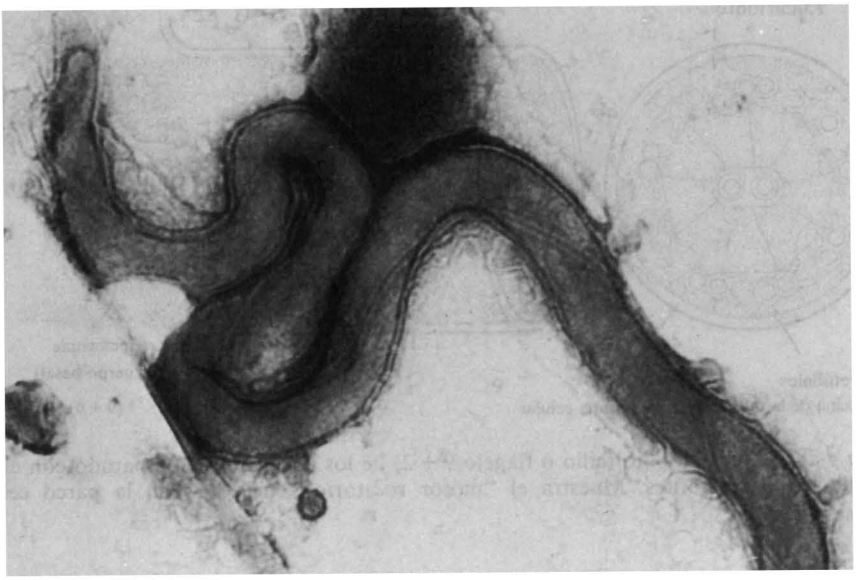


Figura 4-15. Espiroqueta del género *Treponema* procedente del ciego intestinal de una termita. Este espécimen mide unos 0,2 micrómetros de diámetro. (Micrografía electrónica de Lelong P. To Isaacs.)

De acuerdo con mi teoría, las espiroquetas formaron asociaciones con protistas heterotróficos. Las espiroquetas se adhirieron a la superficie de sus protistas hospedadores con el fin de aprovechar el alimento excretado a través de la membrana externa de estos últimos. Al cabo del tiempo las espiroquetas, gracias a su movimiento ondulante, comenzaron a propulsar a sus hospedadores a través del medio acuoso. Este tipo de relaciones entre espiroquetas y hospedadores son bien conocidos en organismos que viven en la actualidad. Por ejemplo, *Mixotricha paradoxa*, un protista que vive en el intestino de la termita australiana *Mastotermes darwinien-*

sis, tiene cuatro undulipodios con la estructura normal 9 + 2 en su extremo anterior. Sin embargo, estos undulipodios no juegan ningún papel en el movimiento del organismo. Lo que impulsa a *Mixotricha* son las ondulaciones coordinadas de medio millón de espiroquetas que viven en su superficie. Los cuatro pequeños undulipodios solamente sirven de timón, lo que permite a *Mixotricha* cambiar de dirección.

Mixotricha no es único; junto con mis colegas he visto al menos tres tipos de simbiosis de movilidad entre los microorganismos que habitan el intestino de varias especies distintas de termitas. De hecho, las espiroquetas que viven en el intestino de las termitas muestran una tendencia natural a adherirse a objetos, vivos o no, y a moverse al unísono. Por tanto, en tiempos remotos, las espiroquetas que vivían sobre la superficie de ciertos protistas podrían haber coordinado sus movimientos para transportar a su hospedador del mismo modo en que lo hacen sus análogos modernos. Es decir, funcionaban como undulipodios. Mi hipótesis es que, con el paso del tiempo, las espiroquetas, algunas de las cuales ya se habían transformado en undulipodios, fueron introducidas dentro de las células. En ciertas células antecesoras de los hongos nunca resurgieron. Estas células desarrollaron nuevos procesos intracelulares, entre los que se encuentra la mitosis, que utilizaban los componentes microtubulares de los undulipodios (véase el capítulo 5).

Una secuencia de sucesos similares podría explicar el origen de los ameboflagelados, grupo de organismos que seguramente se asemeja a los eucariontes móviles más antiguos. Cuando el alimento es muy abundante estos protistas se separan de sus undulipodios y se alimentan por sí mismos; después de unos cuantos movimientos cortos en forma de ameba, se dividen. Sin embargo, cuando el alimento escasea desarrollan un cinetosoma típico, del que surge un undulipodio; de esta forma se convierten en mastigotas, y pueden nadar rápidamente a la búsqueda de alimento. En el laboratorio se pueden observar fenómenos análogos. Espiroquetas simbiontes pueden ser introducidas en sus células hospedadoras donde continúan sus movimientos. Ciertamente, lo que ocurre en este caso no es fácil de interpretar, a menos que, quizá, estén simplemente demostrando que la historia se repite a sí misma.

hay gran variedad en el número de undulipodios que poseen los eucariontes, pero no en el tamaño de cada uno de los undulipodios. Al igual que todas las bacterias, las primeras espiroquetas simbiontes tenían un tamaño característico más o menos constante, pero evidentemente, el número de espiroquetas no era fijo. De modo que pueden encontrarse desde ciertas especies de mohos acuáticos con un solo undulipodio hasta algunos ciliados con más de un millón (véase la Fig. 4-16).

De esta teoría se derivan dos corolarios principales: (1) debería ser posible encontrar algunas espiroquetas que contuvieran tubulinas con secuencias de aminoácidos similares a las de las tubulinas eucarióticas y (2) si tales espiroquetas se encontraran, deberían contener DNA y RNA con las mismas secuencias de nucleótidos que el RNA de los cinetosomas eucarióticos. Aunque estas hipótesis no han po-

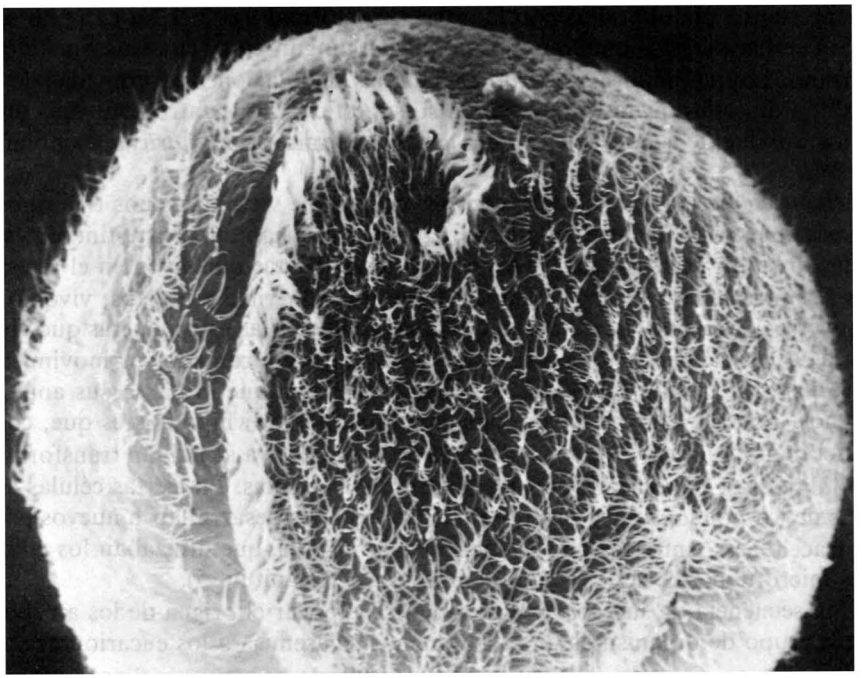


Figura 4-16. El ciliado *Stentor coeruleus*, habitante muy común de las charcas, está recubierto de miles de cilios. Este ejemplar mide unos 0,2 mm de anchura. (Por cortesía de Jerome Paulin, Universidad de Georgia.)

dido probarse todavía, están fomentando la realización de experimentos sumamente interesantes. A mediados de los sesenta, Iran D. Gharagozlou y André Hollande, del Labotaroire d'Évolution des Êtres Organisés en París, descubrieron que las espiroquetas habitantes del intestino de termitas tenían microtúbulos de 240 angstroms de diámetro. En 1977, Lelong To, estudiante graduado en la Universidad de Boston y yo, en colaboración con David Chase, del Laboratorio de Biología Celular del Veterans Administration Hospital, en Sepulveda, California, confirmamos estas observaciones. Sin embargo, los microtúbulos de las espiroquetas tenían solamente 210 angstroms de diámetro. Nuestros resultados preliminares también indicaban que algunas proteínas de estas espiroquetas simbiontes de termitas tenían similitudes inmunológicas con las tubulinas de undulipodios y del cerebro. De acuerdo con esta teoría, se sabe que estas espiroquetas pueden adherirse y entrar en células de protistas y que se mueven al unísono de una forma extraordinariamente parecida a los movimientos de los verdaderos undulipodios.

Un origen independiente ayudaría a explicar no solamente la presencia de RNA en el interior de los cinetosomas, sino también ciertas características singulares de los undulipodios. Por ejemplo, explicaría por qué en determinadas ocasiones los undulipodios se separan del resto de la célula protista y se alejan nadando por sí mismos. También explicaría por qué la disposición y número de ciertos ciliados puede heredarse con independencia de los genes nucleares.

La teoría tiene algunos puntos débiles. A excepción del escaso RNA del cinetosoma, los undulipodios carecen de su propio material genético. Los genes que determinan la secuencia de aminoácidos de las tubulinas se hallan en los cromosomas, en el núcleo de las células. Así es que las primitivas espiroquetas, si la teoría es cierta, han sufrido drásticas modificaciones. En la actualidad, su reproducción y sustento dependen totalmente de la célula vegetal, animal o protoctista que los aloja.

Fuere cual fuere la forma en que ocurrió, la evolución de los undulipodios formados por microtúbulos constituyó un gran avance en el desarrollo de las células. Como explicaré en el próximo capítulo, los microtúbulos juegan un papel prominente durante la mitosis, el proceso mediante el cual se dividen la mayor parte de las células eucarióticas.

Movimiento en el interior de las células

Los undulipodios impulsan a las células a través de sus ambientes acuáticos y transportan mucus, disoluciones de nutrientes y partículas de polvo a lo largo de las superficies tisulares. Las células eucarióticas también poseen otro tipo de movimiento, la motilidad intracelular. El estudiante más novato de biología puede aprender rápidamente a distinguir entre procariontes grandes y eucariontes pequeños por el incesante movimiento que normalmente se produce en el interior de estos últimos.

En los hongos, células animales y vegetales, y sobre todo en protoctistas tales como los mohos mucosos, existen corrientes intracitoplasmáticas (los mohos mucosos, que se encuentran a menudo formando masas gelatinosas blancas o amarillas sobre troncos muertos, son protoctistas multicelulares o multinucleados que pueden llegar a alcanzar gran tamaño). Los orgánulos, como las mitocondrias, y las gotitas de lípidos se mueven en corrientes unidireccionales del centro a la periferia de la célula y de nuevo hacia el centro. Este movimiento intracelular, que nunca tiene lugar en los procariontes, es el resultado de la presencia y actividad de ciertas proteínas denominadas móviles, fundamentalmente la actina, una proteína fibrosa, y la miosina, una ATPasa. Ninguna de las dos es una tubulina.

Aunque los detalles del movimiento intracelular se encuentran aún bajo intenso escrutinio, el movimiento general es conocido. Los filamentos compuestos de actina y miosina interactúan entre sí y con iones de calcio y de sodio procedentes del medio celular. Al cambiar las concentraciones locales de estos iones, las moléculas de proteínas alteran su conformación, lo que obliga a los filamentos a deslizarse unos sobre otros. Los filamentos en sí no son permanentes (se están disolviendo y reconstruyendo continuamente) y las partículas, orgánulos y porciones de citoplas-

ma son arrastrados por sus movimientos. Varios de estos cambios requieren energía bioquímica en forma de ATP así como ATPasas, enzimas que entrelazan la rotura de ATP. De este modo, los filamentos convierten la energía química en energía mecánica, en movimiento, y las células controlan estos movimientos regulando con precisión las concentraciones locales de ciertos iones, sobre todo del calcio.

Los movimientos intracelulares controlados permitieron a los eucariontes ingerir alimentos particulados, realizar la circulación de nutrientes por su interior, excretar eficientemente los productos de desecho y regular las concentraciones de iones que entraban en las células procedentes del agua marina. Estos mecanismos eran también una preadaptación a la formación de músculos y esqueletos de carbonato cálcico. Al igual que en el caso del movimiento intracelular, la contracción muscular es el resultado del deslizamiento de los filamentos de actina y miosina regulados por el calcio, aunque los filamentos musculares son más permanentes. La motilidad intracelular y la regulación iónica tienen que haber precedido a la aparición de la fauna ediacarense hace unos setecientos millones de años, constituida por animales de cuerpo blando pero musculoso. Puede que los esqueletos de carbonato cálcico que aparecieron por primera vez en el Cámbrico, hace unos seiscientos millones de años, se originaran como subproducto de la regulación del calcio. De hecho, el animal que precipita calcio soluble en forma de esqueleto, se asegura una reserva que puede ser utilizada más adelante. Los animales afectados por una demanda de calcio anormalmente elevada (por ejemplo, las mujeres encinta) tienden a disolver el calcio de los dientes y del esqueleto antes que a utilizar el calcio de las células musculares.

La evolución de la movilidad será pronto un problema biológico resuelto. Con el tiempo, toda la historia del movimiento intracelular será desvelada mediante la reconstrucción de árboles evolutivos, que será posible gracias a los estudios de las secuencias de aminoácidos de las proteínas relevantes. Un grupo de la Boston Biomedical Research Foundation dirigido por Joseph Elzinga ha secuenciado, por primera vez, las moléculas de actina de músculo de conejo. Se conoce la situación de cada aminoácido en esta molécula de actina. Herrick Ponstingl y su equipo en el Instituto de Investigación sobre el Cáncer de Heidelberg, Alemania Federal, han secuenciado por primera vez las moléculas de tubulina del cerebro. Las secuencias de aminoácidos de la tubulina y de la actina son considerablemente distintas. Es simplemente una cuestión de tiempo el que puedan purificarse y secuenciarse las proteínas de tubulina y actina "primitivas" de los mohos mucosos, amebas, mastigotas, ciliados y otros protoctistas, lo que permitirá estudios comparativos. Las moléculas de miosina son mucho más largas y se han secuenciado muy pocas. Seguramente las hay de muchos tipos pero la mayoría tienen la capacidad de hidrolizar el ATP, es decir son ATPasas.

Todos los avances macroscópicos, como la evolución de las algas mayores, de los animales y la emergencia de hongos y plantas en la tierra, requerían previamente el establecimiento de células eucarióticas. La evolución de las células nucleadas

se produjo en algún momento entre los dos mil millones y los ochocientos millones de años antes del presente, pero los delicados acontecimientos de este proceso no han dejado huellas directas. Lo que sí es cierto es que las nuevas células eran mayores y tenían una morfología más intrincada que la de sus antecesores procarióticos. Además, podían realizar funciones más complejas, como la división celular mitótica, el paso genético crucial para hacer posible un aumento de tamaño. Sin la mitosis no podría haber meiosis, el tipo de división celular que da lugar a espermatozoides y óvulos. Sin la meiosis no podría haber animales, plantas u hongos, ni tampoco se daría la necesidad de asociar el sexo entre dos progenitores con la reproducción. El tema del próximo capítulo es precisamente el modo en que las células adquirieron estas complejidades sexuales.

Lecturas recomendadas

Dillon, L. S. *Ultrastucture, Macromolecules, and Evolution.* Nueva York y Londres: Plenum Press, 1981.

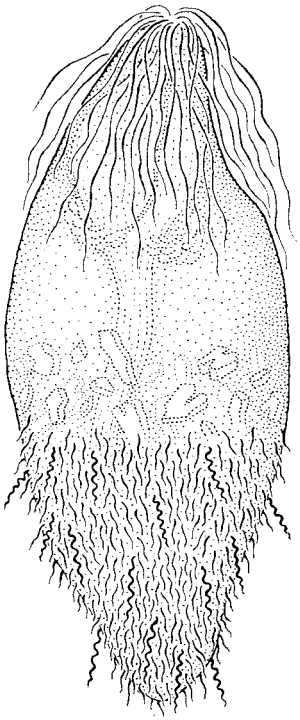
Margulis, L. *Symbiosis in Cell Evolution.* San Francisco: W. H. Freeman and Co, 1981.

Richmond, M. H., y D. C. Smith. *The Cell as a Habitat.* Londres: Royal Society, 1979.

Whitehouse, H. L. K. *Towards an Understanding of the Mechanism of Heredity.* Nueva York: St. Martin's, 1973.

CAPÍTULO 5

La evolución del sexo



Cualquier teoría sobre el origen de los organismos eucarióticos a partir de los procarióticos debe explicar las principales diferencias entre los sistemas reproductores de ambos. Todos los procariontes se reproducen asexualmente por fisión binaria, o más raramente por gemación. O bien una célula se divide en dos células hijas idénticas entre sí, o bien una célula hija se separa por gemación de la célula madre. En la Figura 5-1 se muestran distintos tipos de reproducción asexual en los eucariontes. En todos estos casos la descendencia procede de un solo progenitor y recibe todos sus genes de él. El sexo entre los procariontes (véase la página 45) nunca es necesario para su reproducción. Sin embargo, los eucariontes, a excepción de varios protoctistas, se reproducen sexualmente; la descendencia posee genes procedentes de dos progenitores distintos.

La vía evolutiva que condujo de la reproducción asexual al sexo con dos progenitores fue laberíntica y llena de callejones sin salida. Entre sus numerosos pasos estuvo la organización del material genético en cromosomas y el desarrollo de la mitosis, el modo de división celular que asegura la replicación y distribución precisas de los cromosomas a las células hijas. Tras la aparición de la mitosis se hizo posible el desarrollo de una variante, la meiosis. Al igual que la mitosis, la meiosis se inicia con la replicación de los cromosomas. En la meiosis, la célula se divide dos veces, produciendo cuatro células hijas antes de que los cromosomas puedan replicarse de nuevo. De este modo cada célula hija tiene únicamente la mitad de los cromosomas de la célula original. La meiosis se produce, por ejemplo, en las células que originan los espermatozoides y los óvulos. Más tarde, cuando un espermatozoide fertiliza a un óvulo, se recupera el número original de cromosomas, pero la mitad del material genético procede de un progenitor y la mitad del otro.

La aparición de la reproducción sexual a finales del Proterozoico proporcionó a la vida una de sus estrategias más importantes: era una forma nueva de incorporar cambios genéticos con valor adaptativo. Los genes preexistentes y, por tanto, presumiblemente ventajosos, podían recombinarse rápidamente en nuevos individuos. Al contrario de lo que ocurre en los procariontes, fundamentalmente asexuales, los organismos sexuados no necesitan esperar la aparición de una mutación favorable en un organismo que ya posea otras mutaciones favorables. Distintos individuos, con rasgos favorables cada uno, pueden combinarlos rápidamente. Al introducirse la reproducción sexual, la recombinación genética pudo producirse en cada generación. Así, los factores selectivos del medio podían actuar sobre un nú-

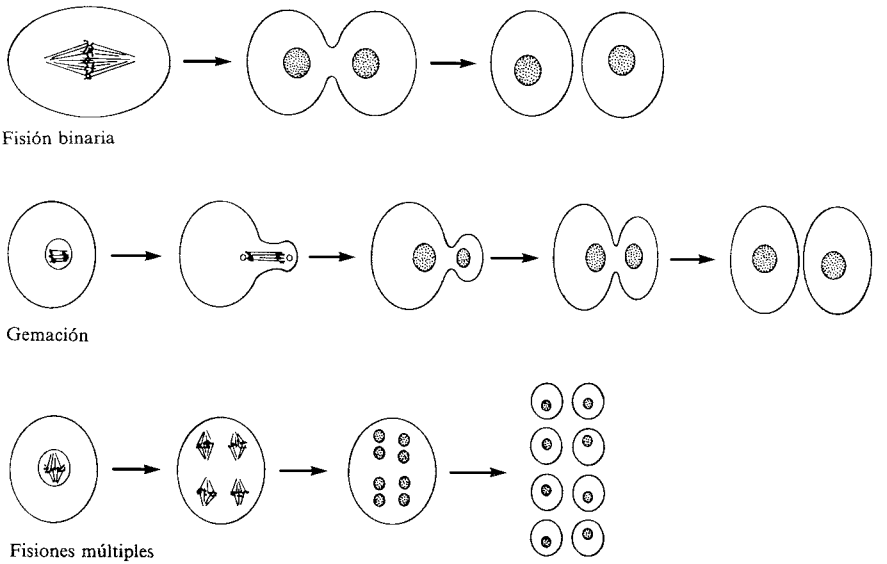


Figura 5-1. Reproducción asexual en los eucariontes. La forma más corriente es la "fisión binaria", en la que una célula se divide en dos partes iguales produciendo dos células hijas. La fisión binaria es la forma usual de división en los procariontes. La gemación, que es menos frecuente, suele producirse en las bacterias gemadoras y en las levaduras. La célula hija es más pequeña que la célula madre, pero contiene la misma cantidad de material genético. Poco a poco alcanza el tamaño de la célula madre. Las fisiones múltiples son raras. La célula madre origina simultáneamente varias, incluso centenares, de pequeñas células hijas genéticamente idénticas.

mero mayor de combinaciones genéticas. Como resultado, un nuevo tipo de evolución vino a suplantar el largo período de evolución metabólica microbiana. Los cambios en la forma y el tamaño dieron lugar a los protoctistas antepasados de los hongos, los animales y las plantas. La era de la diversificación de los grandes organismos había comenzado.

Cromosomas y mitosis

En los procariontes el material genético está constituido por una sola molécula de DNA circular. Los eucariontes, que poseen mitocondrias, plástidos, undulipodios y otros orgánulos, son de mayor tamaño y, por tanto, tienen mayor cantidad de material genético (véase la Tabla 5-1). La mayor parte de los eucariontes tiene unas mil veces la cantidad de DNA por célula que poseen los procariontes, (algunos hasta diez mil veces más), aunque la cantidad de genes distintos no alcanza ni de lejos

Tabla 5.1. Cantidades de DNA en varias células y orgánulos

Organismo	Longitud del DNA en micrómetros (10^{-6} metros)
BACTERIAS	
Escherichia coli (bacteria del colon)	1200
Mycoplasma gallisepticum (bacteria sin pared)	300
Cianobacterias (algas verde-azules de diversas especies)	500-5000
PROTOCTISTAS	
Trypanosoma gambiense (parásito de la enfermedad del sueño)	60 000
Gymnodinium (dinoflagalado)	2 300 000
Mitocondria de *Paramecium* (ciliado)	14
Cloroplastos de *Acetabularia* (alga verde, varias especies, más de un millón de cloroplastos por célula)	200-1000
HONGOS	
Saccharomyces cerevisiae (levadura)	6000
Mitocondria de *S. cerevisiae* (varias cepas)	6-25
ANIMALES	
Rana pipiens (rana)	2 300 000
Mitocondria de *R. pipiens*	6
Homo sapiens	1 000 000
Mitocondria de *H. sapiens*	5
VEGETALES	
Ranunculus (Ranúnculo)	500 000-17 000 000
Mitocondria de *Pisum sativum* (guisante)	30
Cloroplasto de *P. sativum*	40

a mil veces la de los procariontes. No se conocen todas las razones para la existencia de tal cantidad de DNA extra. Ciertamente, la cantidad de DNA está relacionada, aunque de forma compleja, con el tamaño y las capacidades del organismo en cuestión.

En un eucarionte multicelular, tal como una planta o un animal, cada célula posee el complemento de genes entero de todo el organismo. Sin embargo, como es evidente, las células de un animal o de una planta son diferentes unas de otras. A menos que una señal los obligue a actuar, los distintos genes permanecen inhibidos. El estímulo para que una célula secrete una proteína especializada, por ejemplo, o la señal para que una célula cese de dividirse o se convierta en célula nerviosa y no en célula muscular, se producen a través de complicados mecanismos que todavía no comprendemos bien. Aún así, parece claro que el desarrollo de sistemas de control para la expresión genética, tan complejos, debe haber requerido mayores

cantidades de material genético. Parece ser que también se requieren cantidades extra de DNA para que los cromosomas "dancen", para que se apareen y segreguen de forma ordenada en la meiosis. El hecho de que los eucariontes repliquen el DNA en grandes cantidades que no son necesarias para la síntesis de proteínas sugiere que o bien tienen una necesidad mucho mayor de DNA que los procariontes, o bien que el DNA se las ha arreglado para persistir en dichas células por razones egoístas.

Los cromosomas se componen de largas moléculas de DNA enrolladas muchas veces hasta formar cuerpos cilíndricos compactos en el interior del núcleo celular (véase la Fig. 5-2). También contienen RNA y diversos tipos de proteínas, fundamentalmente histonas. De hecho, la mayor parte del peso de los cromosomas no es DNA sino proteínas. Con muy pocas excepciones los cromosomas sólo son visibles durante la división celular o durante la preparación para dicha división. El resto del tiempo, el DNA está desenrollado y disperso por todo el núcleo, que presenta, así, un aspecto relativamente homogéneo en el microscopio óptico.

Todas las células eucarióticas, sin importar lo primitivas que sean, tienen al menos dos cromosomas. Sin embargo, el número puede variar enormemente. Las

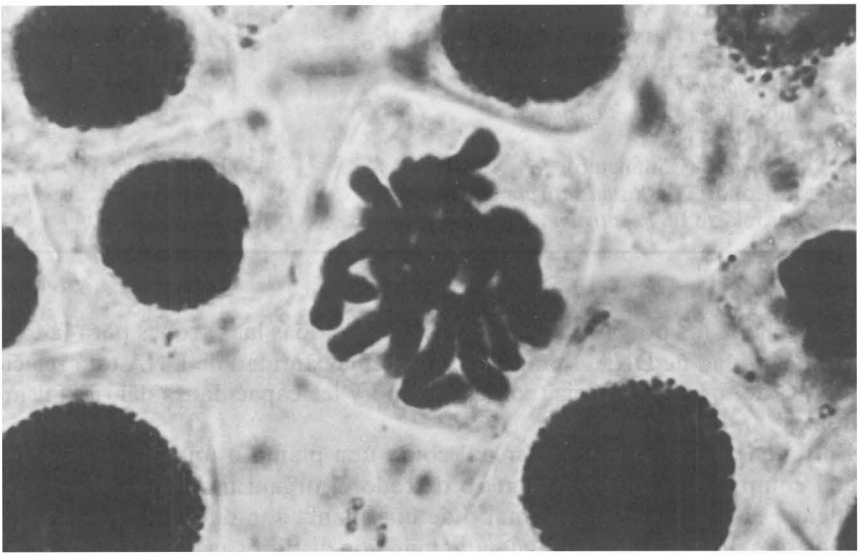


Figura 5-2. Sección transversal del extremo apical de una raíz de cebolla. La célula en el centro ha comenzado a dividirse; el DNA y las histonas han comenzado a condensarse para formar cromosomas. Las esferas oscuras en el resto de la fotografía son los núcleos de células que no están experimentando mitosis, sus filamentos de DNA y proteínas se hallan dispersos a través del núcleo. Cada célula tiene unos diez micrómetros de diámetro.

células de la planta *Haplopappus ravenii*, similar al diente de león, tienen dos cromosomas; *Aulacantha scohymantha*, un protista marino perteneciente al grupo de actinópodos, tiene aproximadamente mil seiscientos cromosomas en su única célula. Los seres humanos tenemos cuarenta y seis cromosomas (veintitrés pares) por célula, y los chipancés, que son probablemente nuestros parientes vivos más cercanos, tienen cuarenta y cuatro.

La mitosis es el tipo de división celular mediante el cual los eucariontes unicelulares se reproducen asexualmente. También es el mecanismo mediante el cual los eucariontes pluricelulares se desarrollan a partir de una sola célula (el huevo fertilizado), o mediante el cual regeneran tejidos dañados. En la mitosis, cada célula produce dos células hijas. Antes de dividirse, la célula madre hace una copia de sus cromosomas de forma que cada una de las células hijas reciba una dotación de cromosomas completa e idéntica a la dotación de la célula madre. La mitosis asegura la distribución exacta de la dotación cromosómica a las células hijas sin importar de cuantos cromosomas conste dicha dotación (véase la Fig.5-3).

La mitosis comienza cuando el DNA disperso en el núcleo de la célula empieza a enrollarse y se condensa formando los cromosomas; al mismo tiempo, la membrana que envuelve el núcleo empieza a desaparecer. La célula ya ha replicado su DNA y puede apreciarse que los cromosomas son dobles. Cada uno de ellos está

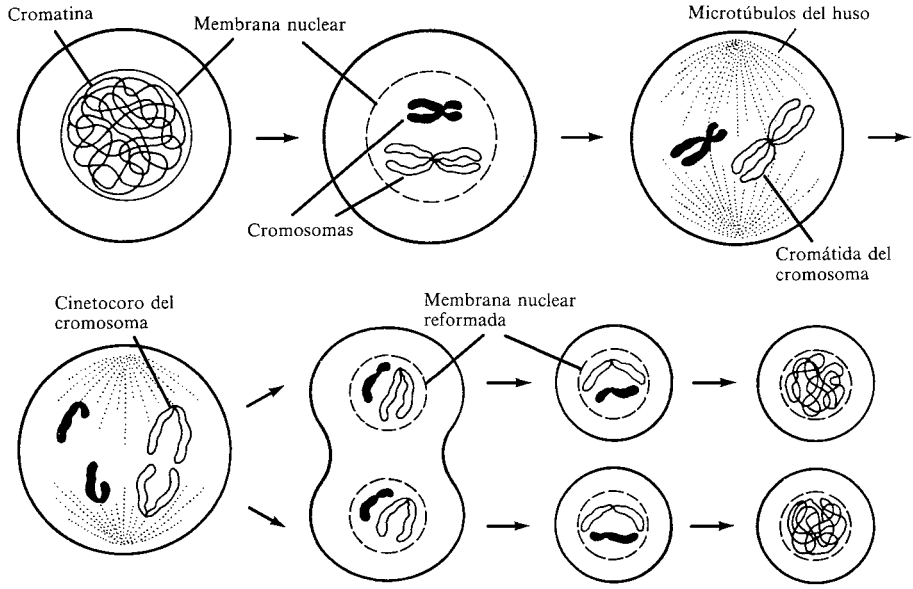


Figura 5-3. Diagrama de la mitosis en una célula con un número haploide de cromosomas. La célula se divide formando dos células genéticamente idénticas a la original.

formado por dos cilindros idénticos unidos en un solo punto por un pequeño disco denominado centrómero o cinetocoro. Al cabo de un tiempo aparece el huso mitótico, formado por microtúbulos que se extienden desde lados opuestos de la célula (polos). El cinetocoro de cada cromosoma se adhiere a por lo menos uno de estos microtúbulos y es trasladado al plano ecuatorial de la célula, a medio camino entre ambos polos. En este punto los cinetocoros se dividen y los dos cilindros que forman cada cromosoma se separan alejándose cada uno hacia uno de los polos de la célula (véase la Figura 5-4). Cuando alcanzan los polos, los cromosomas empiezan a desenrollarse, el huso mitótico desaparece y se forma una membrana nu-

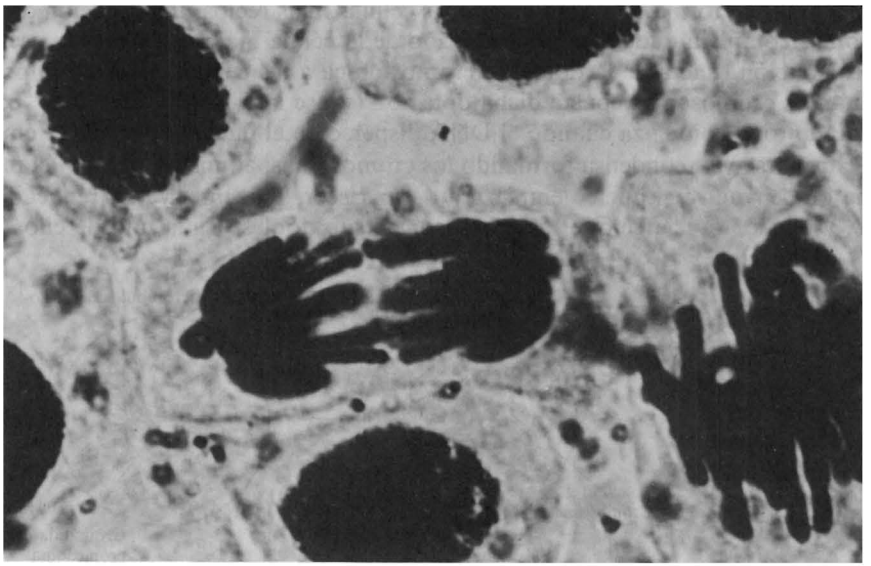


Figura 5-4. Sección transversal del extremo apical de una raíz de cebolla. La célula central (unos diez micrómetros de diámetro) se está aproximando al estadio final de la división; los cromosomas se han dividido en dos grupos iguales y se están trasladando hacia los polos opuestos de la célula. La célula de la derecha se halla en un estadio anterior. Sus cromosomas dobles se han situado en el plano ecuatorial de la célula.

clear nueva alrededor de cada uno de los dos grupos de cromosomas. La división queda completada cuando una constricción alrededor de la célula, la divide en dos partes (en los animales) o cuando se forma un nuevo tramo de pared celular en el plano ecuatorial (en las plantas).

El huso mitótico

El huso mitótico desaparece una vez completadas la mitosis y la división celular. Las tubulinas, proteínas que forman los microtúbulos del huso, se disuelven en el citoplasma del que reaparecerán durante la próxima división celular mitótica para formar nuevos microtúbulos. La forma en que se producen estos cambios no se conoce con precisión.

Se sabe que la disolución y reformación del huso resultan afectadas por cambios en la concentración de calcio, por bajas temperaturas, por altas presiones y por ciertos productos químicos, como la colchicina. Estos agentes pueden inducir la desaparición prematura del huso, con lo cual todo movimiento de los cromosomas cesa abruptamente. A menudo, si se vuelve a las condiciones normales, el huso vuelve a formarse y el movimiento de los cromosomas se reemprende con rapidez. Además, un cromosoma separado de su conexión directa al huso no puede moverse nunca. En cambio, la región por la que las fibras del huso se unen, el cinetocoro, puede moverse incluso cuando el resto del cromosoma se separa de ella (lo cual puede conseguirse en el laboratorio irradiando las células con luz ultravioleta).

Durante la mitosis se pueden observar otras estructuras formadas por microtúbulos además del huso. En la mayor parte de las células animales aparecen dos centriolos en los polos del huso, que los primeros microscopistas vieron únicamente como puntos. En muchos organismos los centriolos se hallan siempre en los polos durante la mitosis; después de la mitosis se convierten en cinetosomas de undulipodios. Durante la división celular cada centriolo se replica y el nuevo centriolo emigra al lado opuesto del núcleo. De este modo, en la próxima división, hay ya un centriolo convenientemente colocado en cada polo.

Aunque los centriolos parecen jugar un papel meramente pasivo en la mitosis, confieren a las células hijas el potencial para la rápida formación de undulipodios. Los centriolos poseen una estructura intrincada. Están compuestos por nueve tripletes de microtúbulos formando un círculo (véase la Fig. 5-5). En casi todos sus detalles son idénticos a cinetosomas, los cuerpos basales de los undulipodios, excepto en que les faltan cilios o flagelos eucarióticos que crezcan a partir de sus extremos (véase la Fig. 4-14). De hecho, las células ciliadas que tapizan las gargantas y conductos nasales de animales, se originan a partir de células sin cilios cuyos centriolos se convierten en cinetosomas. La similitud es tan extraordinaria que sugiere un origen común para todas las estructuras basadas en microtúbulos, los undulipodios, el huso mitótico y los centriolos. Mi hipótesis, apuntada en el capítulo anterior, es que las espiroquetas, que ya contenían microtúbulos, se adhirieron a hospedadores protistas y se convirtieron en undulipodios funcionales. Al cabo del tiempo, algunas de estas espiroquetas se introdujeron en el interior de la célula hospedadora y sus componentes, las tubulinas, pasaron a formar parte de los microtúbulos del huso mitótico y de los centriolos.

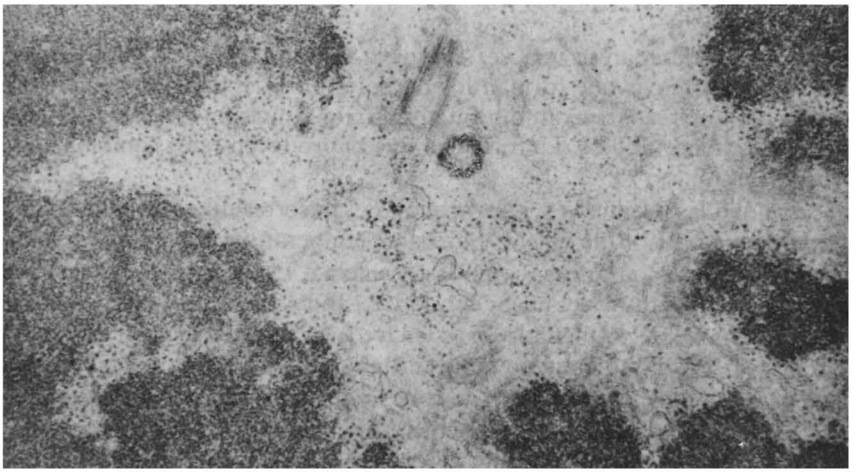


Figura 5-5. En la parte superior central pueden verse dos centriolos perpendiculares entre sí; el que se ve en sección transversal (de unos 0,25 micrómetros de diámetro) muestra nueve tripletes de microtúbulos. Esta célula de hamster chino ha sido tratada con colcemida, un producto que disuelve los microtúbulos del huso mitótico. Por esta razón, los centriolos no están en los polos sino en el centro de un círculo de cromosomas, las formas oscuras en el borde de la fotografía. (Por cortesía de B. R. Brinkley y E. Stubblefield, Universidad de Texas.)

A cambio de la reproducción mitótica, sin embargo, algunos hospedadores protistas tuvieron que pagar un precio; perder su movilidad. Una vez que introdujeron el sistema de microtúbulos y lo usaron para propósitos intracelulares, como la construcción de las estructuras mitóticas, se encontraron en un callejón sin salida desde un punto de vista evolutivo. No tenían modo de reconstruir sus undulipodios y, por tanto, de recobrar su movilidad. Esta incapacidad explicaría el por qué muchos de los descendientes de estos protistas tienen sistemas mitóticos bien desarrollados pero siempre carecen de movilidad mediante undulipodios. Entre estos organismos se encuentran los mohos y los hongos, algunas amebas y las algas rojas.

Otros microorganismos eucarióticos (por ejemplo los ameboflagelados) retuvieron su movilidad, pero solamente en ciertos estadios de su ciclo vital, durante los que los undulipodios reemergen y juegan su antiguo papel de remos. En otros estadios estas células reabsorben sus undulipodios y los microtúbulos pueden entonces ser utilizados para procesos mitóticos. Muchos otros grupos de protistas, como los antecesores de algunos dinoflagelados y ciliados, retuvieron la movilidad mediante undulipodios al mismo tiempo que la capacidad de división. Este resultado se consiguió utilizando algunos microtúbulos y estructuras relacionadas para el aparato mitótico y otros para undulipodios. Sin embargo, los antecesores de los animales nunca alcanzaron tal dualidad; una vez que una célula animal ha desarro-

llado undulipodios pierde la capacidad de dividirse. Las células con undulipodios, por ejemplo, los espermatozoides, siempre se originan a partir de células que carecen totalmente de cualquier tipo de undulipodios.

¿De dónde proceden los procesos mitóticos? La división de los cromosomas, que ocurre con extrema regularidad en cada mitosis, parece funcionar con precisión en todas las células animales, vegetales y fúngicas. Sin embargo, no existen precedentes de la mitosis entre los procariontes; estos no sólo carecen de huso mitótico sino que ni siquiera poseen microtúbulos. No podría esperarse que la mitosis se hubiera desarrollado de forma lineal. Tienen que haberse producido numerosos callejones sin salida, variantes y desvíos.

Algunos de los experimentos que probablemente realizó la evolución con la mitosis se han revelado mediante estudios, con el microscopio electrónico, de eucariontes unicelulares, tales como las amebas, ciliados, dinoflagelados, euglenas y algas verdes. Por ejemplo, algunas amebas asexuadas contienen complejos de DNA desenrollados, con proteínas, que nunca forman cromosomas. Por el contrario, en ciertos dinoflagelados, el material cromosómico nunca se desenrolla; los cromosomas permanecen densamente empaquetados incluso cuando no experimentan la mitosis y las típicas proteínas de los cromosomas (las histonas) brillan por su ausencia. En otros dinoflagelados, los cromosomas enrollados se adhieren directamente a la membrana nuclear, disposición que recuerda la división bacteriana. En ciertas levaduras el huso se ha reducido tanto de tamaño, que solamente hay un microtúbulo para cada cromosoma y resulta invisible con el microscopio óptico. En algunas euglenas, los cromosomas parecen desplazarse hacia los polos en momentos distintos; no existe una separación ordenada de grupos de cromosomas. El refinamiento de la mitosis puede haber requerido hasta unos mil millones de años durante tiempos anteriores al Fanerozoico. Sin embargo, hacia finales del Proterozoico, hace unos setecientos millones de años, comenzaron a abundar celenterados y varios grupos de gusanos con tipos modernos de mitosis altamente desarrollados.

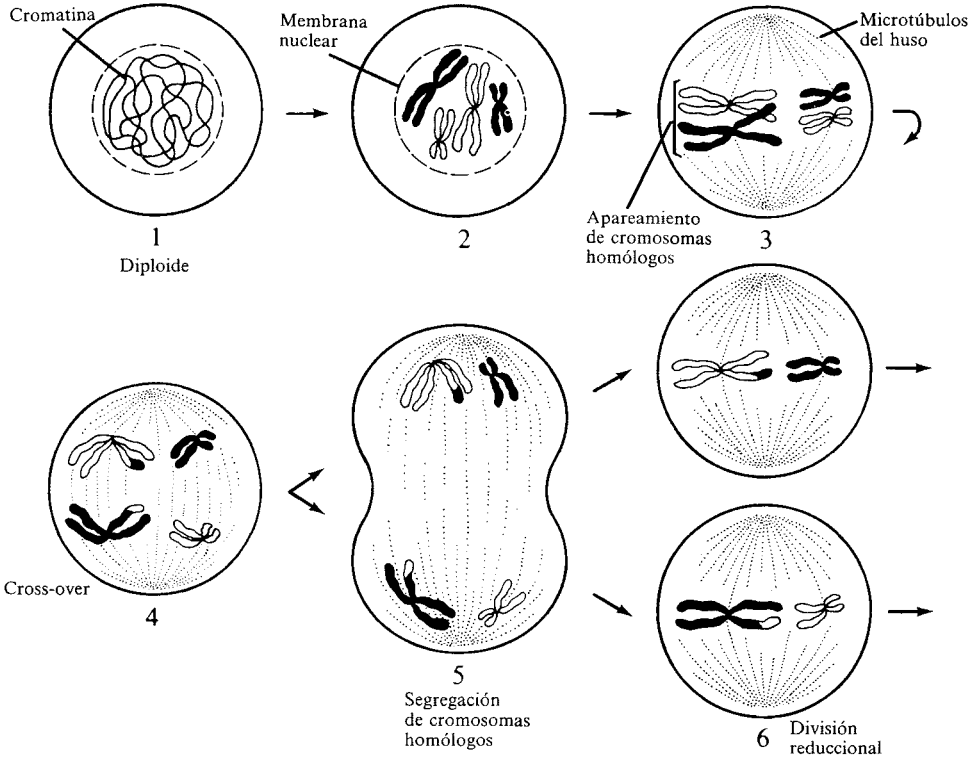
Meiosis

La mayoría de los animales, plantas y hongos pasan en algún momento de su ciclo vital, por una fase sexual. En algunos protistas, los progenitores de diferente sexo simplemente fusionan sus cuerpos. En los organismos multicelulares, células especializadas o partes de ellas se fusionan; por ejemplo, el esperma y el huevo en los animales y el tubo de polen y el núcleo del saco embrionario en las plantas. La fusión de las células reproductivas, también llamadas gametos, núcleos de gametos o células germinales, se conoce como fertilización. El resultado es la formación de una nueva célula, llamada zigoto, que contiene un juego de cromosomas de cada progenitor. En algún momento, el organismo desarrollado a partir de estos gametos producirá a su vez otros gametos, completando así el ciclo.

Los gametos de cada una de las distintas especies eucarióticas contienen un número característico de cromosomas, el número haploide. El número diploide, justo el doble del número haploide, es el número de cromosomas en un zigoto. Los zi-

gotos humanos, como todas las células humanas, contienen 46 cromosomas; los huevos y el esperma, sin embargo, contienen sólo 23 cada uno. Es evidente que algún proceso, después de la formación del zigoto, pero antes del siguiente proceso sexual de fusión, reduce el número de cromosomas en algunas células hasta el número haploide. Este proceso es la meiosis, un tipo de división celular que produce células hijas que tienen sólo la mitad de los cromosomas de la célula original; las células haploides se forman a partir de las diploides (véase la Fig. 5-6). La meiosis se pro-

Figura 5-6. Meiosis, o división reductiva, en una célula que tiene cuatro cromosomas. Al igual que en la mitosis, cada cromosoma se condensa cuando ya se ha duplicado. Las dos partes idénticas están unidas en un punto constreñido denominado cinetocoro. Sin embargo, además hay dos cromosomas similares (homólogos) de cada tipo, uno de cada padre (fase 2). Los cromosomas homólogos se sitúan simétricamente a ambos lados del plano ecuatorial de la célula. Antes de que la división celular los separe, pueden intercambiar secciones del DNA entre sí. (Fase 4). A continuación la primera división celular (fases 5 y 6) da lugar a dos células, cada una de las cuales tiene la mitad del número de cromosomas que la célula original. La segunda división celular (fases 8 y 9) es similar a la mitosis, ya que meramente se separan los cromosomas dobles por los cinetocoros. El resultado final son cuatro células con distinta dotación genética (fase 10).



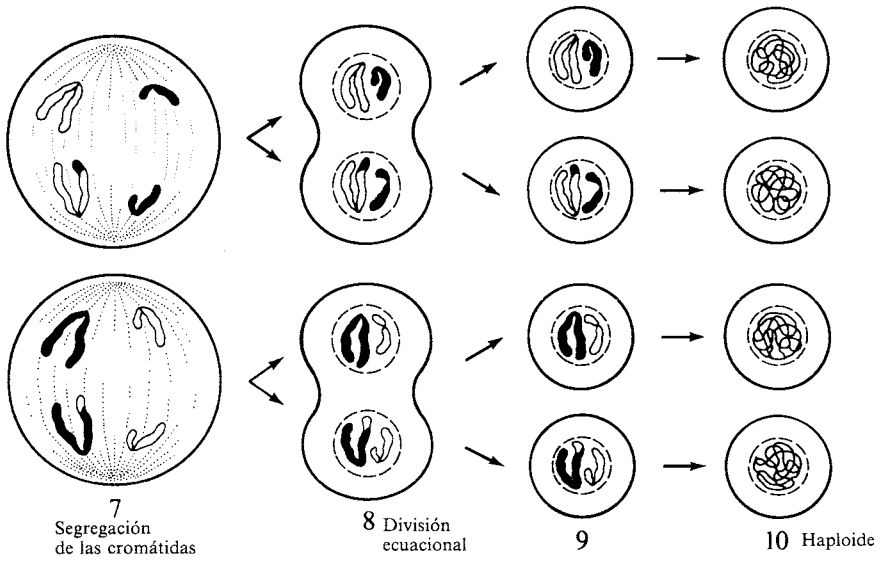
duce en ciertas células humanas antes del desarrollo de los huevos y del esperma. En las mujeres se produce antes del nacimiento, cuando se forman los huevos en los ovarios del feto. Los huevos contenidos en un ovario adulto antes de la fertilización, son los productos de sucesos meióticos que acontecieron muchos años atrás. En los hombres, la meiosis comienza en los testículos, en la pubertad y a partir de ese momento se produce continuamente para formar espermatozoides.

La reducción meiótica del número de cromosomas, seguida de la fertilización para restablecer el número de cromosomas original, puede considerarse un sistema innecesariamente complicado de producir nuevos individuos, pero presenta una ventaja evolutiva importante: es un medio rápido de combinar rasgos ventajosos de diferentes individuos. Además, la variación genética en la descendencia es claramente mayor cuando el sexo se distribuye en cada generación, porque ningún hermano, excepto los gemelos univitelinos, recibe exactamente la misma mitad del complemento de cromosomas de sus padres.

La evolución de la meiosis

Cuando la meiosis no funciona bien se pueden producir desequilibrios cromosómicos. De un esperma o huevo que tenga un cromosoma extra o un fragmento extra de cromosoma puede resultar el síndrome de Down (mongolismo) y ciertos síndromes intersexuales (desórdenes genéticos que producen individuos intermedios, en su constitución sexual, entre hombre y mujer).

Con toda probabilidad estos desequilibrios genéticos se produjeron en gran número durante la evolución de la meiosis. Muchos grupos de protoctistas, o bien no desarrollaron una meiosis regular, o bien muestran variaciones idiosincráticas que



presumiblemente son vestigios de estadios anteriores de su evolución. Los mastigotas tripanosómicos, por ejemplo, (algunos de los cuales causan la enfermedad del sueño) con frecuencia tienen ciclos vitales complicados que incluyen a diferentes hospedadores. Estos organismos cambian mucho de forma cuando pasan de un hospedador a otro o incluso dentro de un mismo hospedador y, sin embargo, carecen de meiosis. Los euglénidos y ciertas amebas, se reproducen también sin meiosis. El número de cromosomas y la cantidad de DNA puede variar enormemente entre dos cultivos de euglénidos que, por lo demás, parecen muy semejantes. Bajo ciertas condiciones fisiológicas pueden incluso ser diferentes en dos individuos de la misma especie. Por ejemplo, las células que crecen con cantidades limitantes de fósforo, contienen menos DNA. Tales inconsistencias genéticas no aparecen en organismos que han evolucionado más recientemente. Por ejemplo, la cantidad de DNA y la organización cromosómica de las células de especies cercanas de mamíferos y de pájaros son muy parecidas.

Puede que la evolución de la meiosis en los primitivos eucariontes haya tardado entre 500 y mil millones de años, o puede que haya tardado mucho menos tiempo. Puede que el ciclo meiótico perfecto se desarrollara una vez en alguna célula ya desaparecida, antecesora de todos los animales, hongos, plantas y protoctistas con meiosis. Pero lo dudo. Parece más probable que la presión evolutiva para la distribución paralela del material genético, fertilización y división reductora, que reestableciera el lote único de cromosomas se diera en varias líneas de protoctistas simultáneamente. Como la división meiótica es simplemente una variación controlada y muy especializada de la mitosis, la meiosis pudo aparecer únicamente en grupos de organismos en los que se había desarrollado ya el huso microtubular y el ciclo mitótico completo.

L. R. Cleveland (1898-1969), de la Universidad de Harvard, observó variaciones muy importantes en la mitosis de los protistas que viven en el intestino de cucarachas xilófagas y de termitas. Describió una estructura llamada el "centriolo largo" a la que estaban adheridos los cromosomas. Cleveland propuso que algunas de las variaciones mitóticas podrían considerarse análogas a las etapas en la evolución de la meiosis. Por ejemplo, un paso crucial de la mitosis es el crecimiento y la duplicación del cinetocoro o, en el caso de los mastigotas mencionados por Cleveland, el centriolo largo. Si estas estructuras no se dividen, los cromosomas de la descendencia ni se separan ni viajan hasta los polos de la célula. Por el contrario, todos van a un polo o a otro porque permanecen adheridos a la misma estructura. El desplazamiento de los cromosomas de la descendencia al mismo polo es un fallo de la mitosis, pero es esencial para que el proceso meiótico tenga éxito.

El fracaso de la división del cinetocoro se produce esporádicamente, como un accidente, en algunos de los protistas mencionados por Cleveland. Como dicho fracaso conduce a que las células hijas tengan demasiados o demasiado pocos cromosomas, implica la muerte de dichos protistas y posiblemente también supuso la de muchos otros organismos en el pasado. Sin embargo, una irregularidad meiótica

parecida, en la cual la descendencia resultante tolerara el número doble de cromosomas, fue probablemente un paso en el origen de la meiosis. Cleveland reconstruyó una vía evolutiva teórica que, de una manera lógica, conducía de la mitosis a la meiosis y la fertilización, pero desgraciadamente sus ideas fueron ignoradas, e incluso a veces, desdeñadas por sus colegas. Aunque no lo expuso claramente, Cleveland comprendió que la evolución de la meiosis a partir de la mitosis exige al menos tres pasos: 1) la formación de una célula diploide, 2) el apareamiento de cromosomas homólogos de la célula, 3) el fracaso de la división del cinetocoro, para que de esta manera, cada doble cromosoma viaje de un polo a otro, en vez de dividirse formando los cromosomas descendientes que luego se trasladan a polos opuestos.

El sexo meiótico fue probablemente el resultado del canibalismo impuesto en tiempos difíciles. Una célula diploide se formaría cuando una célula eucariótica se comiera a un miembro de su propia especie pero no pudiera digerirlo. También se forman diploides si se produce la mitosis y la división nuclear pero falla la citocinesis, la división citoplasmática, ya que los dos núcleos resultantes pueden fusionarse entre sí. Cleveland observó estas irregularidades y yo misma he observado fusiones canibalísticas de protistas (*Stentor*, por ejemplo) en comunidades que viven en las aguas de las charcas. El apareamiento de los cromosomas y el fallo de la división de los cinetocoros seguramente sucedió al principio por casualidad, pero con el tiempo se convirtieron en procesos seleccionados por la evolución. Aunque al ser mayores las nuevas células diploides pudieron haber sido más adecuadas para las condiciones adversas, el retorno a las anteriores condiciones más favorables podría haber restaurado las ventajas de los haploides. De esta manera, la presión selectiva a favor del apareamiento de cromosomas homólogos, el fracaso de su división y la posterior distribución equitativa a las células haploides descendientes, tiene que haber sido inexorable: una distribución desigual hubiera llevado a que al menos una de las células hijas fuera perjudicada por la ausencia de los genes de uno o más cromosomas.

La variedad de los sistemas sexuales encontrados en protistas, tales como ciliados, mohos acuáticos, mohos mucosos y algas verdes, sugiere que la meiosis evolucionó simultáneamente en grupos distintos, aunque fueran grupos que poseían muchas características comunes. Un organismo muy útil para los estudios genéticos, *Chlamydomonas*, es un alga verde unicelular que vive en aguas dulces y en suelos húmedos (véase la Fig. 5-7). Estas algas con undulipodios pueden nadar y funcionar a la perfección como individuos haploides, con una sola dotación de cromosomas. Pueden reproducirse asexualmente con toda regularidad —a través de la mitosis una *Chlamydomonas* se divide en dos descendientes idénticos a sí mismos y al progenitor. Sin embargo, ocasionalmente se reproduce sexualmente. Por razones no bien conocidas, la falta de nitrógeno induce la fusión sexual en los cultivos de estos microorganismos. Mezclando en un tubo o en una placa de Petri células limitadas por nitrógeno de signos más y menos (miembros de la misma línea pero de diferente tipo), se fusionan en pocos minutos.

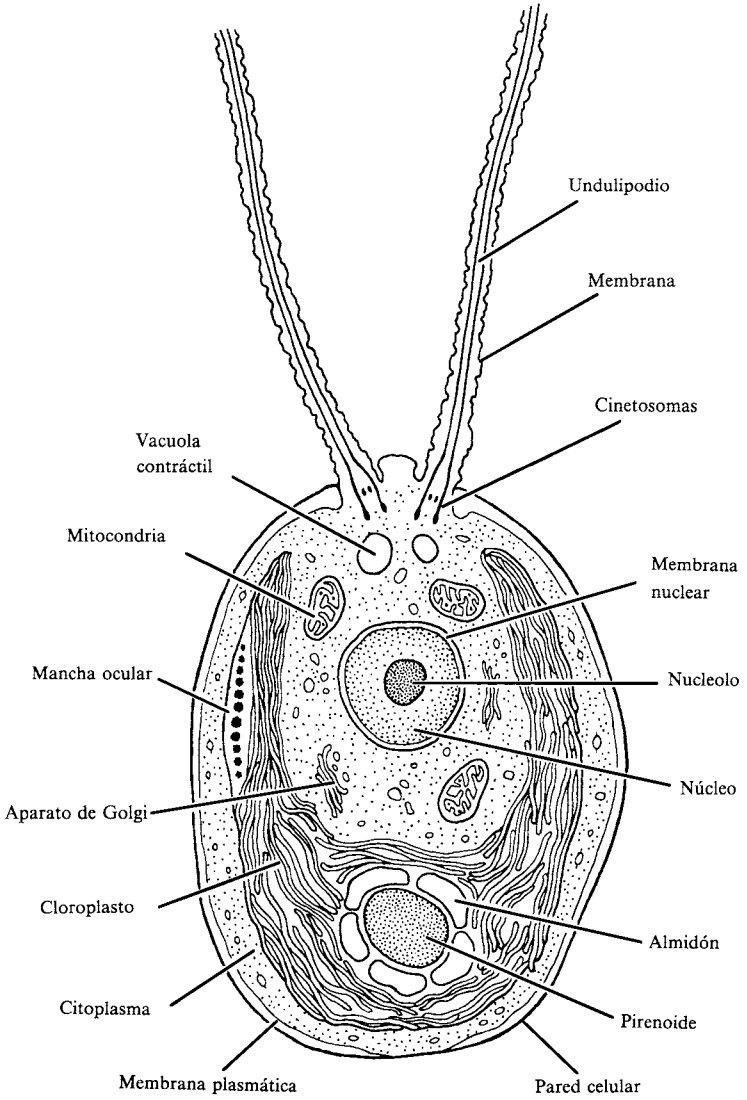


Figura 5-7. Chlamydomonas, alga unicelular, posee un cloroplasto en forma de vaso. Al igual que en muchas otras algas, el cloroplasto contiene un pirenoide, corpúsculo esférico rodeado por gránulos de almidón. Se cree que el pirenoide contiene los enzimas que catalizan la conversión de azúcar en almidón, una forma conveniente de almacenar los productos de la fotosíntesis (dibujo de Laszlo Meszoly).

Sus undulipodios, que son lo primero que entra en contacto, parecen poseer factores de reconocimiento sexual, probablemente proteínas. Privadas de sus undulipodios, las células no entran en proceso sexual. Quizá patéticamente, los undulipodios separados de las células de tipos opuestos se reconocen y se unen firmemente. Como cada alga posee un juego de cromosomas, el zigoto resultante de la fusión tiene dos: es una célula diploide. El zigoto también tiene el doble del número normal de orgánulos: dos cloroplastos en vez de uno, el doble de mitocondrias que antes, cuatro undulipodios y así sucesivamente.

Inmediatamente después de la fusión el zigoto entra en un estado de reposo, la zigospora. A continuación la zigospora permanece inmóvil, los undulipodios se reabsorben y el exterior se ennegrece. Lo que ocurre en el interior queda totalmente oculto durante unos cuatro días.

En el interior de la zigospora, la célula diploide emprende la meiosis para recuperar el estado normal: un único juego de cromosomas en cada una de las cuatro células hijas. No se sabe muy bien todavía como las mitocondrias, los otros orgánulos y el material celular vuelven a alcanzar el número y cantidad originales. Finalmente la zigospora se abre y cuatro pequeñas células emergen nadando. Cada una de estas células se parece exteriormente a los progenitores y tiene sólo un juego de cromosomas, pero son muy diferentes en su dotación de genes. Cada nueva célula haploide tiene un único juego de cromosomas, pero no todos son del mismo progenitor, ya que en el zigoto, cuando todos los cromosomas están juntos, los cromosomas análogos pueden intercambiar genes entre sí. De esta manera, cada cromosoma de la descendencia puede contener partes de progenitores diferentes. Más que cuatrillizos las cuatro células hijas son hermanos fraternos.

En *Chlamydomonas* los rasgos genéticos favorables que una vez estuvieron en diferentes progenitores, pueden reunirse en los nuevos individuos. Por ejemplo, un descendiente recombinante puede ser más apto para tolerar la escasez de nitrógeno, hecho que indujo en su momento al apareamiento. Otros protistas ilustran las diferentes variaciones que debieron aparecer durante la evolución de la meiosis. Una vez que la combinación de reducción meiótica y fertilización se estabilizó, resultaba evidente que presentaba enormes ventajas selectivas. Todos los eucariontes multicelulares que existen hoy en día tienen antecesores meióticos.

Si no hubiera cambios ambientales, si tanto el clima como el tiempo o los fenómenos geológicos fueran predecibles y regulares, quizá el sexo no hubiera evolucionado. De hecho, algunos organismos como las esponjas y un grupo muy grande de hongos (los hongos imperfectos) que viven en ambientes muy estables, han revertido al asexualismo y producen descendientes que son idénticos a sus progenitores. Sin embargo, en casi todos los ambientes del mundo el cambio es la norma y las especies con capacidad para la reproducción sexual son más versátiles y más adaptables que las que reciben todos sus genes de un solo progenitor. Por medios sexuales pueden converger rápidamente en un individuo los genes con más éxito, los más adaptables. Estos nuevos individuos, mucho mejor adaptados gracias a los

genes más adecuados de cada progenitor, pueden aparearse entre sí y producir nuevas poblaciones. Con el paso del tiempo, las nuevas poblaciones pueden diferenciarse significativamente de las poblaciones ancestrales. Así pueden surgir especies mejor adaptadas, más flexibles, y reemplazar a las antiguas.

En el Proterozoico tardío, hace unos setecientos millones de años, se habían desarrollado ya los mecanismos genéticos más importantes que aseguraban la variación a través de la reproducción sexual. En los animales más tempranos: gusanos, celentéreos y artrópodos, que florecieron antes del Cámbrico, estaban ya bien establecidas tanto la meiosis como la mitosis. Las vías metabólicas más importantes: fermentación, fotosíntesis y respiración tenían muchos siglos de vida. Continuaba la regulación de los gases atmosféricos aún llevada a cabo en su mayor parte por las interacciones entre las comunidades de procariontes con diferentes metabolismos. Probablemente, el efecto más importante que los eucariontes han tenido sobre el planeta es en la velocidad de los ciclos de los elementos, más que en qué elementos participan en dichos ciclos. La evolución de los grandes organismos incrementó la biomasa en la Tierra, así como la velocidad a la que funcionaban los ciclos de los elementos biológicos esenciales. Sin embargo, metabólicamente, la rutina no había cambiado: el oxígeno liberado por los fotosintetizadores era captado y respirado por los heterótrofos en la oxidación de los nutrientes.

Todas las innovaciones importantes en la organización de la célula se habían producido antes del comienzo del Cámbrico. Estaba ya preparado el escenario para la aparición de los grandes organismos: nuevos invertebrados, algas, hongos, peces, dinosaurios, aves, mamíferos; plantas criptógamas y fanerógamas, bosques y praderas. Los organismos desarrollaron las adaptaciones evolutivas que les permitieron salir a la vida terrestre. Pero ninguno de estos logros habría sido posible sin los tres mil millones de años de preparación.

Lecturas recomendadas

Cleveland, L. R. *The origin and evolution of meiosis* , Science, *105*: 287-288, 1947.

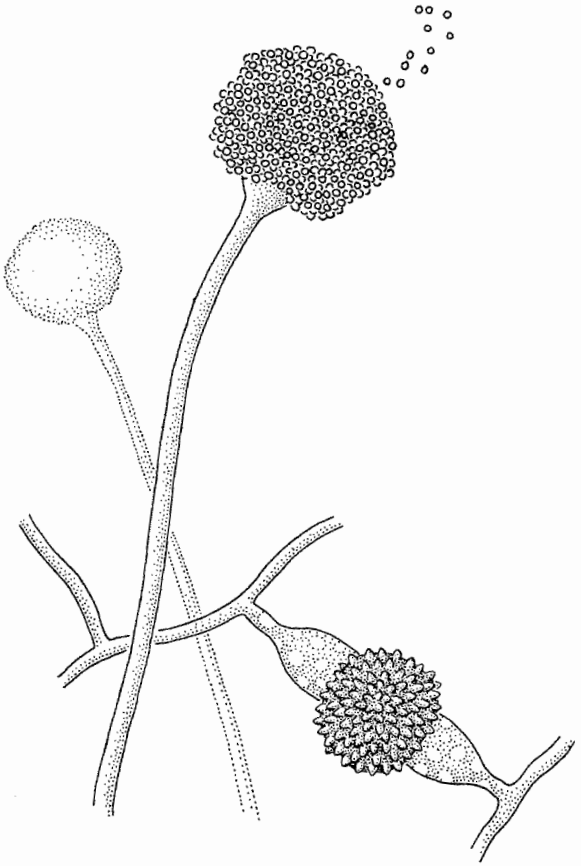
Grell, K. G., *Protozoology*. Berlín y Heidelberg: Springer Verlag, 1973.

Strickberger, M. W., *Genetics*, Tercera edición. Nueva York: Macmillan, 1981. Hay traducción castellana: *Genética*. Ed. Omega, S.A., Barcelona.

Wolfe, S. L., *Biology of the Cell*, Segunda edición. Belmont, California: Wadsworth, 1981.

CAPÍTULO 6

La era moderna



Los organismos más conspicuos a nuestro alrededor están compuestos de muchas células organizadas según esquemas complejos; son multicelulares. Aunque existen organismos multicelulares en los cinco reinos, el nivel de complejidad es mucho mayor en los reinos animal y vegetal (recuérdese la Figura 1-2). La multicelularidad es sencilla entre bacterias, protoctistas y hongos. La estructura típica de los mohos está formada por simples filamentos entrelazados; los hongos y las setas se componen de masas de tales filamentos en los que las células son casi idénticas entre sí. Los animales y las plantas, sin embargo, poseen muchos tipos y tamaños de células. En los animales, las células están diferenciadas formando tejidos tales como los músculos o los huesos. Los tejidos se organizan en órganos; agallas, vasos sanguíneos, intestinos, huesos, riñones y corazón. Los órganos que funcionan conjuntamente, tales como el esqueleto o el sistema circulatorio, componen los sistemas orgánicos. También las plantas, por su parte, tienen tejidos organizados en órganos y en sistemas orgánicos, como el floema o el xilema, el sistema vascular de las plantas con flores.

¿Cuáles fueron las innovaciones que permitieron el origen de los grandes organismos diferenciados? ¿Cómo aparecieron las elaboradas comunidades de invertebrados que más tarde darían lugar a los arrecifes de corales que bordean las costas tropicales del mundo? ¿Cómo surgieron los bosques con sus miríadas de habitantes? ¿Cómo se poblaron los cielos de insectos, aves y murciélagos? ¿Qué fue lo que preparó al mundo microbiano para el nacimiento de la era moderna, para la expansión de vida desde el abismo de los océanos hasta lo más alto de las montañas, desde los calores ecuatoriales hasta los hielos árticos?

Ciertamente, la aparición de una mayor complejidad en los organismos requería mayores cantidades de material genético que constituyera los planos para construir con mayor capacidad. La innovación de un mecanismo (los cromosomas) que permitiera el empaquetamiento eficiente de tales planos hereditarios, así como un medio eficaz (la mitosis) de distribución de las réplicas a las células hijas, permitió el desarrollo de una tendencia evolutiva hacia organismos mayores y más especializados. De la misma manera, la evolución de la reproducción sexual, con los rápidos reajustes genéticos que tal asociación permite, aceleró el nacimiento de las formas complejas y tuvo su papel en la diversificación y propagación de las nuevas clases de vida.

Clones, colonias y diferenciación

Existe un límite práctico al tamaño que puede alcanzar una célula y, por tanto, al tamaño de un organismo unicelular. Las células necesitan interactuar con el ambiente para absorber materiales y expulsar los productos residuales. Muchas de las reacciones vitales de la célula se producen en sus membranas externas. Una célula pequeña es, en este aspecto, más eficiente que una célula grande y un organismo unicelular ha de enfrentarse con limitaciones físicas importantes. Aunque el volumen de una célula se incrementa proporcionalmente al cubo de su radio, el área de su superficie aumenta sólo con el cuadrado de su radio. Por lo tanto, aumentando diez veces el radio, la célula tendrá un área superficial cien veces mayor y un volumen mil veces mayor que el original. Conforme la célula aumenta de tamaño, decrece la proporción de su volumen en contacto con la membrana externa y con el ambiente.

Algunos organismos han compensado los problemas de tamaño y eficiencia modificando su forma. Por ejemplo, al plegarse repetidamente la membrana, se incrementa la proporción del área superficial en relación al volumen. Sin embargo, también hay límites a la modificación de la forma. Para solucionar este problema, más de 30 linajes de protoctistas desarrollaron la multicelularidad.

Todos los organismos unicelulares se dividen formando copias de sí mismos que se denominan clones. Algunas veces los miembros de un grupo de clones no se llegan a separar, pero este fallo puede convertirse en ventaja. Las células en el exterior de un grupo clónico tienen más superficie expuesta al medio y, así, su ambiente es diferente al de las células que están en el interior. Estos grupos tienden a diferenciarse en colonias, grupos de organismos que derivan todos ellos del mismo progenitor pero que son diferentes unos de otros. La selección natural actúa para mantener a los miembros de un clon como una sola unidad funcional. La conversión de clones en colonias y la diferenciación posterior de éstos en individuos multicelulares se produjo en cientos de linajes ancestrales —en todos los protoctistas y formas fúngicas y, por supuesto, entre aquéllos que fueron los antecesores de animales y plantas. En todas estas líneas de descendencia, las células individuales conservaron su tamaño (y su eficiencia) pero el organismo se compone de numerosas células. Es más, de la misma manera que los orgánulos dentro de la célula asumen funciones diferentes, distintos grupos de células de un organismo multicelular se diferencian durante su desarrollo para hacerse cargo de funciones especializadas. Así, la multicelularidad incrementó la eficiencia y la potencialidad de una diversificación espectacular en la forma del cuerpo.

¿Cuándo se produjo el salto evolutivo en los antecesores de los animales y plantas que les llevó desde la existencia unicelular a la multicelular? Desafortunadamente no hay registro fósil claro de los períodos anteriores al Cámbrico (hace aproximadamente unos quinientos millones de años). Por ello, la historia del origen de la multicelularidad de los animales y las plantas debe basarse sobre todo en el estudio comparativo de los organismos actualmente existentes.

Un grupo de algas coloniales, las volvocales, puede ser una buena ilustración de los sucesivos pasos desde organismos unicelulares, pasando por grupos de células independientes, hasta organismos compuestos de células interdependientes (véase la Fig. 6-1). Las células individuales de las volvocales se parecen mucho a las

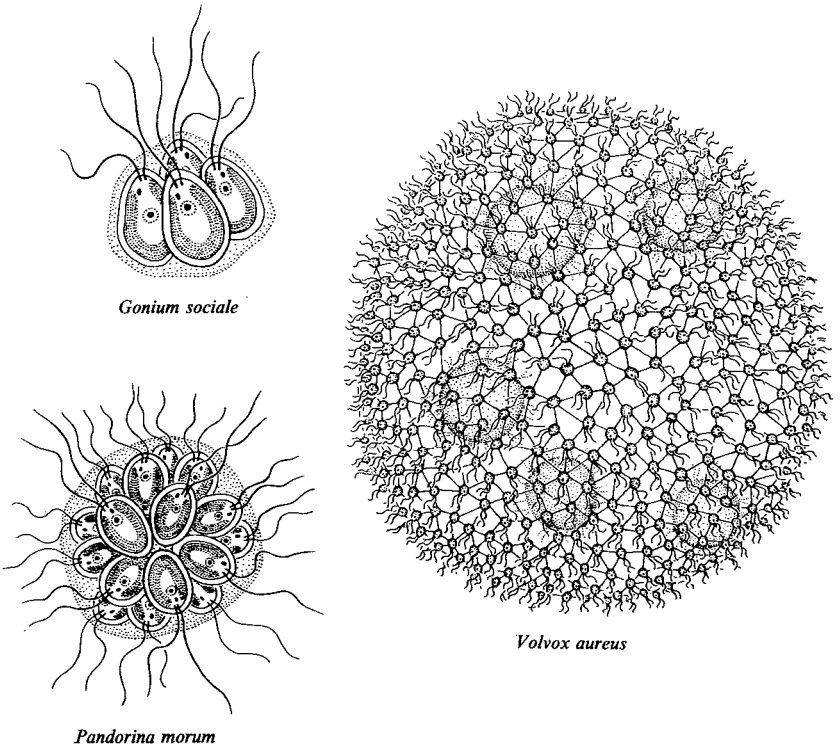


Figura 6-1. Tres volvocales. (Dibujos de Laszlo Meszoly.)

células de *Chlamydomonas*. Cada una posee dos undulipodios, una mancha ocular y un cloroplasto (véase la Fig. 5-7). El representante más sencillo de las volvocales coloniales, *Gonium*, es un pequeño disco de 4, 8, 16 ó 32 de estas células (el número depende de cada especie) que se mantienen unidas por medio de substancias gelatinosas. Todos los undulipodios emergen por el mismo lado del disco y al agitarse mueven la colonia a través del agua. Cada célula de una colonia de *Gonium* es capaz de dividirse para producir una nueva colonia. *Pandorina* se compone de 16 ó 32 células (dependiendo de la especie) empaquetadas en una bolsa ovalada. Las manchas oculares de las células situadas en un extremo de la colonia son mayores que

las de las otras células, lo que define una dirección de avance en el movimiento de la colonia cuando se desplaza en el agua, girando como una pelota de rugby, propulsada por el movimiento de los undulipodios. Cada una de las células de una colonia de *Pandorina* puede producir también una nueva colonia.

La volvocal más compleja es *Volvox*, una esfera hueca formada por una sola capa que tiene desde 500 hasta 600 000 células (dependiendo de la especie). Cada esfera tiene un polo anterior y otro posterior y gira alrededor de su eje al moverse hacia adelante. Sólo algunas de las células pueden dividirse para producir colonias hijas, y estas células están, al principio, cerca del polo posterior. Más tarde, cada una de estas células se divide repetidas veces produciendo esferas hijas que flotan en el interior hueco de la colonia progenitora. Finalmente liberan un enzima que disuelve la gelatina que mantiene la esfera progenitora cohesionada y salen al exterior como un pollito que rompiera el cascarón. *Volvox* también puede reproducirse sexualmente. En algunas especies, cada esfera puede producir huevos y esperma, en otras una esfera produce una de las dos cosas, pero no ambas. Y, todavía en otras, cada esfera tiene el sexo genéticamente determinado. *Volvox* ha cruzado el umbral entre la vida colonial y la verdadera multicelularidad. La mayoría de sus células no pueden vivir independientemente. En las especies más diferenciadas las células reproductoras han perdido los undulipodios y son por lo tanto inmóviles. Estas células han asumido la función reproductora dejando que las otras desempeñen la función de la movilidad.

Otra clave para comprender la evolución de la multicelularidad puede buscarse en los primeros estadios del desarrollo de los animales modernos. Todos los metazoos (animales que se forman a partir de embriones y que están compuestos por tejidos y órganos) comparten ciertos rasgos característicos del desarrollo primitivo: el huevo fertilizado (zigoto) se divide varias veces y forma una bolsa hueca, la blástula. *Trichoplax adhaerens* es un pequeño animal marino ameboide que se parece a una blástula aplastada (véase la Fig. 6-2). Aunque claramente multicelular, carece de tejidos desarrollados y muestra poca especialización funcional. Como la formación de blástulas es tan característica de los metazoos, puede que *Trichoplax* se parezca a los primitivos animales del Proterozoico.

Las células de los organismos multicelulares

Cualquiera que haya sido el camino hasta la multicelularidad, la ventaja evolutiva más importante de ésta reside en la posibilidad de diferenciar las funciones. Un número de células elevado permite la especialización de los individuos y de los grupos, lo que resulta imposible para las células individuales o para las pequeñas colonias celulares.

Al igual que la meiosis, la multicelularidad apareció muchas veces en diferentes grupos de organismos. En muchos casos, como por ejemplo el de los hongos, el primer paso fue el fracaso de la descendencia en separarse después de la división de progenitores unicelulares, con lo que se formaron largas cadenas de filamentos.

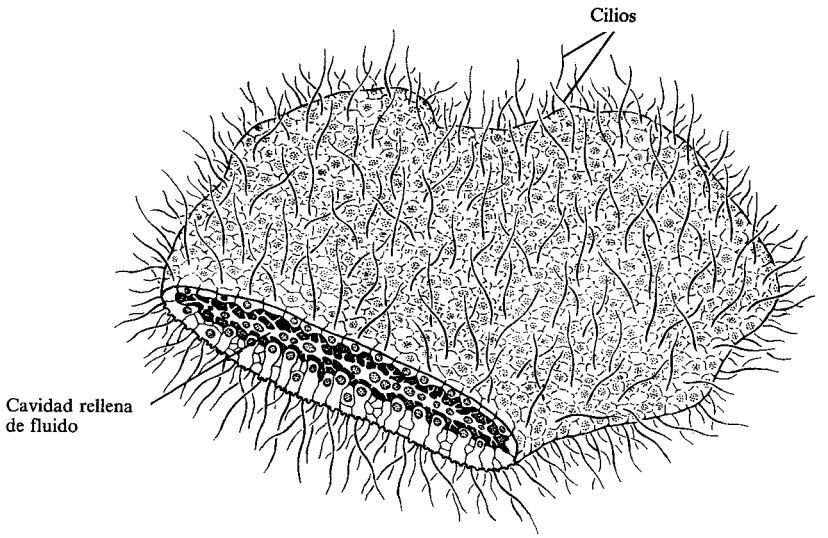


Figura 6-2. El *Trichoplax adhaerens* se descubrió por primera vez cuando reptaba por los vidrios de un acuario de agua marina. El *Trichoplax* adulto mide medio milímetro de diámetro. Su forma es la más simple que puede imaginarse para un animal: una esfera aplanada de células ciliadas. A pesar de que la parte superior difiere de la inferior en que tiene menor número de cilios, *Trichoplax* no tiene simetría, ni delante ni detrás, ni derecha ni izquierda. Puede reptar en cualquier dirección. (Dibujo de Laszlo Meszoly.)

Estos filamentos se entrelazaron formando estructuras planas laminadas, al igual que el tejido de los hilos forma la tela, construyendo colonias celulares tridimensionales. La subsecuente especialización de distintos grupos celulares creó la necesidad de diferentes conexiones intercelulares. En los animales, estas interconexiones son extremadamente complicadas, mucho más que las de plantas y hongos. En algunos tejidos, como el conectivo por ejemplo, las células adyacentes se separan entre sí, pero se mantienen unidas gracias a un revestimiento o sustancia que ellas mismas excretan. Sin embargo, en muchos tejidos, las células han de comunicarse unas con otras y lo hacen a través de aperturas de diferentes tamaños en las membranas de células adyacentes. Estas conexiones permiten a los organismos multicelulares coordinar las actividades de las células en el desarrollo embrionario, diferenciación, crecimiento y metabolismo. Las aberturas pequeñas permiten el paso de iones y de pequeñas moléculas orgánicas, pero impiden el paso de las grandes. En algunos tejidos de plantas, las células adyacentes están conectadas a través de canales citoplasmáticos, lo que permite el flujo de moléculas mayores, o incluso de orgánulos, entre las células.

Los organismos multicelulares también requerían nuevos materiales de soporte y protección. La innovación estructural fue particularmente crítica durante el paso de la vida de los océanos a la tierra seca. Tanto las plantas como los animales precisaban un soporte físico que compensara la pérdida de flotación y además protección frente a las pérdidas de agua por evaporación. El éxito de esta transición y la rápida proliferación de las diferentes formas de vida se debió a la habilidad de las células para secretar material no vivo, extracelular, para su protección y soporte.

Casi todas las células tienen algún tipo de pared celular protectora, exterior a la membrana celular. En las células animales, la cubierta parece ser un complejo de proteínas y polisacáridos que mantiene unidas a las células contiguas. Muchas algas y todas las células de las plantas tienen paredes celulares rígidas hechas de celulosa. Las bacterias y los hongos tienen también paredes celulares rígidas hechas de sustancias complejas: peptidoglucanos o quitina, respectivamente, ambas parecidas a las proteínas y a los carbohidratos. Los huesos de los animales vertebrados están formados por una sustancia de colágeno y depósitos minerales, entre los que se incluyen los carbonatos y fosfatos de calcio y de magnesio. Los invertebrados desarrollaron exoesqueletos resistentes que, al igual que las paredes de los hongos, están compuestos por el polímero rígido denominado quitina. La mayoría de las plantas terrestres están cubiertas por una fina capa de sustancia cerosa, la cutina, que reduce las pérdidas de agua. Las plantas producen también lignina, sustancia que junto a la celulosa forma la madera que sirve de sostén.

Los primeros indicios de esta estrategia, el uso de material no vivo extracelular para soporte y protección, aparecen en el Proterozoico. Por ejemplo, para formar una concha de carbonato cálcico, una célula tiene que regular la concentración de calcio en su interior. La regulación del calcio se desarrolló probablemente en los primitivos protistas, porque se necesita una concentración intracelular de calcio baja para la formación de microtúbulos del huso mitótico. La concentración de calcio en el agua de mar es unas diez mil veces la de la célula. Así, si el agua de mar inunda el interior de la célula puede inhibir totalmente varios procesos, como el de la formación de los microtúbulos. Han aparecido proteínas, como las que puede verse en la Fig. 6-3, con la capacidad de atrapar el calcio e impedir su libre circulación por el interior de la célula. A concentraciones mucho más bajas de calcio, como las del agua dulce, la proteína cambia de forma y expulsa calcio al ambiente. Estas proteínas resultaban imprescindibles durante la evolución de la mitosis y de la meiosis y más tarde para la formación de los músculos y de los nervios. Las células que desarrollaron la capacidad de retener el calcio, probablemente desarrollaron después proteínas que podían ligar carbonato cálcico en la superficie de la propia célula, como vertederos del exceso de calcio intracelular. Ambos desarrollos condujeron a la aparición de conchas duras. Más adelante, los radiolarios y silicoflagelados (organismos unicelulares) del Proterozoico desarrollaron la capacidad de depositar sílice (dióxido de silicio) en forma de conchas y de espinas. Todavía no se conoce muy bien el mecanismo de control intracelular de la precipitación de sílice ni tampoco se han encontrado todavía las proteínas reguladoras de sílice.

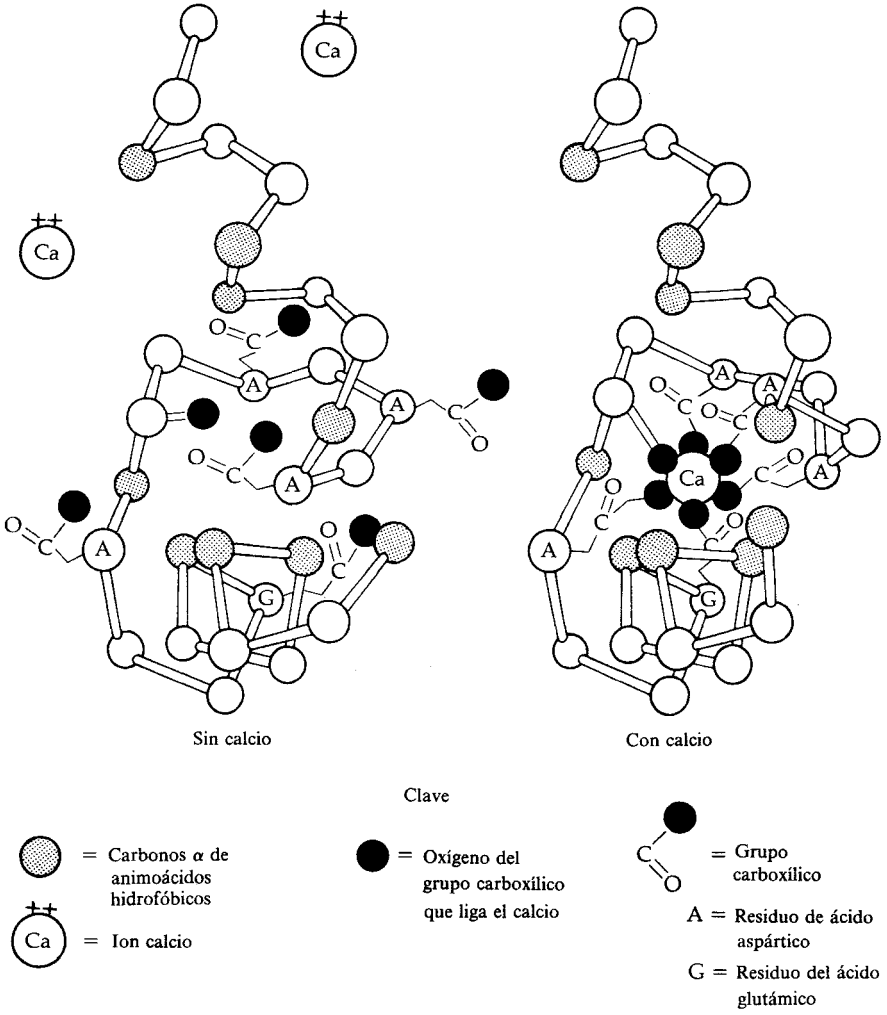


Figura 6-3. Centro activo de la proteína reguladora del calcio. Se muestra una porción del segmento EF de la hélice α. En la parte de la derecha el ion calcio está enlazado con seis aminoácidos distintos de la secuencia. El asa de residuos de aminoácidos liga al ion calcio estabilizando la proteína. En la parte de la izquierda, el ion calcio ha sido liberado y los grupos de ácido carboxílico que se repelen mutuamente se separan unos de otros. Este tipo de actividad reguladora del calcio se ha encontrado en los músculos, la sangre y otras proteínas de las que nunca se había pensado que estuvieran relacionadas entre sí. (Por cortesía de R. H. Kretsinger, Universidad de Virginia.)

La aparición de metazoos con esqueletos de carbonato o de fosfatos de calcio señala el comienzo de los tiempos modernos, el eón Fanerozoico. La reconstrucción de los sucesos evolutivos es mucho más fácil y segura, dado que el registro fósil microbiano viene suplementado a partir de este momento con restos abundantes de organismos visibles. La invasión más importante de las zonas terrestres por los grandes eucariontes multicelulares no se produjo hasta el Paleozoico tardío, hace unos 350 millones de años. Algunos grupos de plantas, ya extinguidos, las primitivas plantas vasculares y los hongos asociados a sus raíces fueron los primeros en salir a la tierra dando lugar a las formas que podían soportar perfectamente la vida fuera del agua. A continuación siguieron los helechos, licopodios, equisetos, juncos y gimnospermas. La proliferación de plantas terrestres que podían servir de alimento constituyó el preacondicionamiento necesario para que pudiera producirse la invasión de la tierra seca por los insectos, los anfibios y los primeros reptiles, que tuvo lugar durante el período Carbonífero.

A través de las diversas adaptaciones, los organismos lograron vivir casi en cualquier parte de la superficie del planeta. Resulta irónico el hecho de que los biólogos hayan podido confirmar la ubicuidad de la vida sobre la Tierra durante la comprobación de los instrumentos diseñados para la búsqueda de vida en Marte. En 1976, mientras el mundo estaba pendiente de saber si existía o no vida en Marte, unos pocos biólogos estudiaban los resultados de los experimentos de control en la Tierra. Se habían tomado muestras de los valles de la Antártida, virtualmente secos, de los campos de lava de Surtsey, en las recién formadas islas de Islandia y de la superficie del hielo glacial del Ártico. En todas partes se encontró vida. Por supuesto, la vida es más abundante y diversificada en los lugares húmedos y tropicales. El número de individuos y especies tiende a decrecer conforme nos desplazamos hacia los abismos del océano, los puntos más altos de las montañas o los polos, pero nunca llega a cero.

Cuanto más sabemos sobre nuestro planeta, más evidente se hace el hecho de que su superficie ha sido alterada por el origen, evolución y desarrollo de la vida. A medida que la vida se ha ido expandiendo, ha ido modificando la composición, textura y diversidad de la superficie, así como la composición, temperatura y naturaleza química de la atmósfera. El ambiente terrestre y los organismos que allí habitan, han evolucionado juntos durante miles de millones de años. En este libro he descrito la evolución de las células que se hicieron más complicadas estructural y funcionalmente y que dieron lugar a diversos grupos de organismos mayores y más complejos, pero sería un error considerar la evolución como un proceso en constante progresión ascendente.

Algunos autores han defendido que la evolución es "progresiva", que ha llevado a formas "superiores", y por lo tanto mejores, de vida. Pero hay que darse cuenta de que, incluso hace tres mil millones de años, los ciclos atmosféricos funcionaban ya a la perfección, regulados por los organismos. Hace unos dos mil millones de años las cianobacterias ocasionaron cambios drásticos en la atmósfera. Es

más que dudoso que ningún otro organismo, por "superior" que sea, haya sido capaz de producir un efecto tan profundo sobre el planeta. Si nos parecía que los vastos períodos anteriores al Fanerozoico carecían totalmente de sucesos importantes, ello se debía a que faltaban medios para estudiarlos. Ahora sabemos que constituyen la edad de los procariontes. Es más, sin las actividades constantes de los procariontes, tanto los animales y las plantas de los que dependemos, como nosotros mismos, dejaríamos de existir. Sin sus logros extraordinarios, como las adaptaciones a medios extremos, sus intercambios con la atmósfera o su producción de oxígeno, la expansión espectacular de los eucariontes nunca hubiera sido posible.

Así pues, el primitivo punto de vista darwiniano de la naturaleza como una lucha despiadada por la supervivencia nos parece tristemente ingenuo. Hoy en día, nos vemos como productos de la cooperación entre células, de células construidas a partir de otras células. Al profundizar en las raíces de nuestro ser, lo que hallamos son las relaciones cooperativas entre células que antaño fueron extrañas e incluso enemigas entre sí. Estas son las bases de la continua expansión de la vida sobre la Tierra.

Lecturas recomendadas

Ayala, F. J. y J. W. Valentine. *Evolving: The Theory and Processes of Organic Evolution.* Menlo Park, California: Benjamín/Cummings, 1979.

Hanson, E. D. *The Origin and Early Evolution of Animals.* Middletown, Connecticut: Wesleyan University Press, 1977.

Raup, D. M. y S. M. Stanley. *Principles of Paleontology.* Segunda edición. San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1978.

Glosario

actina: una de las dos proteínas más importantes de los músculos, donde forma los filamentos delgados. Se halla también en los filamentos que proporcionan motilidad a los protistas.
actinópodo: seudópodos que contienen filamentos y microtúbulos; también un protista con actinópodos.
aeróbico: que necesita oxígeno para vivir.
anaeróbico: que vive en ausencia de oxígeno.
anaeróbico estricto: organismo que sólo puede crecer y sobrevivir en ambientes carentes de oxígeno.
animales: miembros del reino Animalia, eucariontes heterotróficos que se forman a partir de embriones huecos (blástulas), desarrollados a partir de huevos fertilizados.
antibióticos: sustancia producida por organismos, típicamente por bacterias, que ataca a los restantes organismos o impide su crecimiento.
asexual: se dice del desarrollo o reproducción en el cual la descendencia tiene un solo progenitor.
aparato de Golgi: orgánulo compuesto de un retículo endoplasmático liso modificado, que participa en la producción y almacenamiento de productos metabólicos.
ATP: trifosfato de adenosina; molécula que es el principal transportador de energía para la movilidad y el metabolismo celular.
autótrofo: organismo que crece y sintetiza compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos utilizando la energía solar a partir de la oxidación de compuestos inorgánicos.

basal, aparato: cinetosoma; también superficie cilíndrica en la base de los flagelos bacterianos.
blástula: embrión animal después de la división del zigoto y antes de la gastrulación; normalmente es una esfera hueca cuyas paredes están formadas por una sola capa de células.

carotenoide: miembro de un grupo de pigmentos hidrocarbonados de color rojo, naranja y amarillo que se encuentran en los plástidos.
células hijas o descendientes: los resultados genética y morfológicamente similares de la división celular o mitosis.
célula madre o progenitora: célula que, por mitosis, produce dos o más núcleos o células aptas para la supervivencia.
celulosa: polisacárido compuesto de unidades de glucosa; es el elemento más importante de las paredes celulares de las plantas y de las algas verdes.

centriolo: orgánulo cilíndrico situado en cada uno de los polos del huso mitótico y que se forma durante la división celular; observándolo en sección diagonal es casi idéntico a un cinetosoma.

centrómetro: ver cinetocoro.

cianobacteria: miembro de un grupo muy numeroso de unas diez mil especies de procariontes, productores fotosintéticos de oxígeno, todos los cuales son fotoautotróficos estrictos y contienen clorofila *a* y otros pigmentos llamados ficobilinas. También se les puede denominar **cianofíceas**, y anteriormente han recibido el nombre, poco apropiado, de "algas azules".

cilio: undulipodio corto; orgánulo de la movilidad, intracelular pero que sobresale de la superficie celular.

cinetocoro: estructura proteínica situada en una constreñida región de un cromosoma; mantiene juntos a dos cromátidas y es el lugar donde se adhieren los microtúbulos que forman las fibras del huso durante la división celular; también denominado centrómetro.

cinetosoma: orgánulo en la base de todos los undulipodios y responsable de su formación; la sección transversal muestra un característico círculo de nueve tripletes de microtúbulos.

citocinesis: división del citoplasma celular; diferente de la cariocinesis, división del núcleo de una célula.

citocromo: proteína que contiene un grupo hemo con hierro y sirve de transportador de electrones durante la respiración y la fotosíntesis.

citoplasma: porción exterior al núcleo o nucleoide de la célula, líquida y rellena de ribosomas.

clorofila: pigmento verde responsable de la absorción de la luz en los organismos fotosintéticos; existen diversas clases de clorofilas pero todas son compuestos anulares orgánicos con átomos de magnesio.

cloroplasto: plástido verde, orgánulo fotosintético rodeado de una membrana que contiene clorofilas *a* y *b*.

colonia: células u organismos que viven juntos en una asociación permanente aunque no rígida.

conjugación: transmisión del material genético de una célula donante a una célula receptora; la fusión de gametos sin undulipodios o de los núcleos de los gametos.

crisoplasto: plástido amarillo de las crisofíceas, orgánulo fotosintético rodeado por una membrana.

cromátida: cada una de las réplicas de cada cromosoma que aparecen, todavía unidas por un cinetocoro, cuando la célula se prepara para la división. Se separan en la mitosis y se desplazan hacia polos opuestos de la célula.

cromatina: material que forma los cromosomas; compuesto por ácidos nucleicos y proteínas.

cromosoma: orgánulo intranuclear compuesto de cromatina; es visible durante la división celular. Los cromosomas de una célula contienen la mayor parte de su material genético.

cuerpo fructífero: estructuras que contienen cistos, esporas u otras estructuras generativas.

diploide: se dice de las células cuyo núcleo contiene dos juegos de cromosomas.

DNA: ácido desoxirribonucleico; molécula larga compuesta de una secuencia lineal de nucleótidos que constituye la información genética de la célula. Con capacidad para replicarse y para dar lugar a la síntesis del RNA con los enzimas apropiados. Contiene el azúcar desoxirribosa.

embrión: estadio temprano del desarrollo de un organismo multicelular; producido a partir de un zigoto o huevo fertilizado.
espora: unidad propagadora pequeña o microscópica capaz de convertirse en un organismo maduro o activo; en muchos casos es resistente tanto al calor como a la desecación.
esqueleto: material estructural, con frecuencia compuesto de carbonato de calcio, silicato o fosfato de calcio. Andamiaje biogénico y endurecido.
eucarionte: célula que tiene el núcleo rodeado por una membrana, orgánulos tales como mitocondrias y plástidos y varios cromosomas en los cuales el DNA está recubierto de proteínas histonas.

fagocitosis: ingestión de partículas sólidas enteras, realizadas por una célula.
feoplasto: plástido marrón; estructura fotosintética rodeada por una membrana propia de las células algales.
fermentación: la degradación de compuestos orgánicos en ausencia de oxígeno liberando energía y productos finales orgánicos. En todos los procesos de fermentación los aceptores terminales de los electrones son compuestos orgánicos.
fertilización: fusión de dos células haploides, gametos o núcleos de gametos para formar un zigoto diploide.
fitoplancton: organismos fotosintéticos microscópicos que flotan en libertad.
flagelo: 1) orgánulo extracelular largo, fino y sólido de la movilidad bacteriana; se compone de una proteína llamada flagelina. 2) undulipodio: estructura intracelular larga y fina, intrínsecamente movible que se utiliza para la locomoción o la alimentación; está cubierta de una membrana plasmática y contiene una pauta regular de nueve dobletes de microtúbulos y dos microtúbulos centrales compuestos de tubulina, dineína y otras proteínas, pero no de flagelina. El término undulipodio se refiere tanto a los flagelos como a los cilios de los eucariontes; los flagelos son más largos que los cilios pero poseen la misma estructura interna.
floema: tejido vascular de las plantas que transporta los nutrientes; en los árboles es la corteza interna.
fotosíntesis: producción de compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y de un donador de hidrógeno (como el sulfhídrico o agua) utilizando la energía de la luz capturada por la clorofila.

gemación: reproducción asexual por crecimiento de una yema a partir de una célula madre.
gameto: célula reproductiva haploide madura cuyo núcleo se fusiona con el de otro gameto de sexo opuesto para formar el zigoto.
glucólisis: vía metabólica en la que la glucosa se rompe produciendo ácidos orgánicos y CO_2, liberando energía.

haploide: se dice de aquellas células en las que el núcleo contiene únicamente un juego de cromosomas.
hemoglobina: proteína que contiene hierro y que se utiliza para el transporte o almacenamiento de oxígeno; se halla en la sangre de los animales, en los nódulos de las raíces de algunas legumbres que tienen bacterias simbiontes.
heterótrofo: organismo que obtiene carbono y energía de compuestos orgánicos producidos a su vez por autótrofos; incluyen a los saprobiontes, parásitos y carnívoros.
hipermastigotas: heterótrofo móvil que puede tener hasta miles de undulipodios.

histonas: tipo de proteína cromosómica con carga positiva que se enlaza con el DNA; ricas en lisina y en arginina.

homólogo: se dice de estructuras o comportamientos desarrollados a partir de un antecesor común, incluso cuando las estructuras o comportamientos hayan llegado a diverger en la forma o en la función.

hongos: miembros del reino Hongos, eucariontes sexuales heterotróficos que se reproducen por esporas; incluyen mohos, setas y líquenes.

hospedador: organismo que proporciona alimento o alojamiento a los simbiontes o parásitos.

huso mitótico: estructura microtubular que se forma durante la mitosis y que es responsable del movimiento de los cromosomas hacia los polos.

lípido: uno de los tipos de compuestos orgánicos, soluble en disolventes orgánicos y no acuosos; incluye las grasas, ceras, fosfolípidos, carotenoides y xantófilas.

mastigota: microorganismo eucariótico que se mueve por undulipodios ("flagelos" eucarióticos).

meiosis: una o dos divisiones nucleares por las que el número de cromosomas se reduce a la mitad.

mesosoma: estructura membranosa asociada con la segregación del DNA en la división bacteriana.

metabolismo: conjunto de secuencias de reacciones químicas catalizadas por enzimas que se producen en las células y organismos.

metamorfosis: transición abrupta de una forma inmadura a una forma intermedia o adulta.

microorganismo: organismo microscópico.

microtúbulo: estructura intracelular proteínica, hueca y fina; la mayoría tienen un diámetro de 24 nm, se hallan en el huso mitótico, undulipodios, procesos de las células nerviosas (axones y dendritas) y en otras estructuras intracelulares; con frecuencia se puede inhibir su formación con colchicina.

miosina: una de las dos proteínas más importantes de los músculos, donde forma los filamentos gruesos; también se halla en los filamentos que participan en la movilidad de los protistas.

mitocondria: orgánulo en el que la energía química de los compuestos orgánicos reducidos (moléculas de alimentos) se transfiere a las moléculas de ATP a través de la respiración oxigénica.

mitosis: división nuclear en la que las cromátidas (parejas de cromosomas idénticos) se desplazan hacia el plano ecuatorial del núcleo, se separan por sus cinetocoros y forman dos grupos idénticos separados; la división celular subsiguiente resulta por lo tanto, en dos células hijas idénticas.

monera: miembro del reino Monera, procariontes autotróficos y heterotróficos, con inclusión de las cianobacterias y todas las otras bacterias.

nitrogenasa: complejo enzimático que contiene hierro y molibdeno; convierte el nitrógeno de la atmósfera en nitrógeno orgánico.

nitrógeno, fijación: incorporación del nitrógeno de la atmósfera en compuestos orgánicos nitrogenados mediante la nitrogenasa.

nucleoide: estructura de las células procarióticas que contiene el DNA y no está rodeado por una membrana.

nucleolo: estructura que se halla en el núcleo de la célula y que contiene el DNA, RNA, proteínas y precursores de los ribosomas.

nucleótido: unidad de ácido nucleico; se compone de una base orgánica nitrogenada, desoxirribosa o azúcar ribosa y fosfato.

núcleo: orgánulo rodeado por una membrana que contiene la mayor parte de la información genética en forma de DNA.

orgánulo: "órgano pequeño"; estructura intracelular diferenciada compuesta por un complejo de macromoléculas y moléculas menores; son, por ejemplo, el núcleo, los mitocondrias y los plástidos.

pared celular: estructura exterior a la membrana plasmática que producen las células; generalmente son rígidas y están compuestas primordialmente de celulosa y de lignina en las plantas, quitina en los hongos y peptidoglucanos (entramados de aminoácidos y azúcares) en las bacterias. Los protoctistas carecen de ella o, si la poseen, es de distinta composición.

parásito: organismo que vive en otro organismo de diferente especie y que obtiene de este último sus nutrientes.

pinocitosis: ingestión de gotitas enteras de líquido por una célula.

pirenoide: estructura proteínica que se halla en el interior de algunos plástidos; sirve como centro de formación del almidón.

planta: miembro del reino Plantae, eucariontes verdes fotoautotróficos y sexuales que se forman a partir de embriones; incluye musgos, helechos, coníferas y fanerógamas.

plástidos: orgánulos fotosintéticos pigmentados y citoplasmáticos (como el cloroplasto) o sus derivados no fotosintéticos.

polisacárido: molécula de tamaño variable compuesta por una cadena lineal o ramificada de moléculas de azúcar; por ejemplo, el almidón o la celulosa.

porfirina: compuesto orgánico heterocíclico que contiene nitrógeno; entre sus derivados se hallan la clorofila y el hemo.

procarionte: célula u organismo compuesto por células que carecen de núcleo y orgánulos rodeados por membranas y de DNA no recubierto por proteínas histonas.

proteína: molécula que consiste en una larga cadena de aminoácidos; algunas son enzimas, que aceleran las reacciones químicas en los organismos vivos; otras juegan un papel estructural (como por ejemplo la tubulina, la actina y la miosina).

protista: miembro microscópico del reino Protoctista; nombre informal de los microorganismos eucarióticos heterotróficos (protozoos) o autotróficos (algas).

protoctista: miembro del reino Protoctista, microorganismos eucarióticos heterotróficos y autotróficos y sus descendientes de mayor tamaño, ninguno de los cuales forman embriones; se incluyen diatomeas, dinoflagelados, algas pardas y otras algas, ciliados, amebas, parásitos de la malaria, hongos mucosos, mallas de mucus y muchos más grupos.

reproducción sexual: reproducción según la cual cada descendiente tiene más de un progenitor.

respiración: ruptura oxidativa de las moléculas de alimento y liberación de la energía que almacenan; el aceptor terminal de electrones es inorgánico y puede ser oxígeno o, en los organismos anaeróbicos, nitrato, sulfato o nitrito.

retículo endoplasmático: sistema de membranas en el interior de las células eucarióticas; se denomina rugoso si está cubierto de ribosomas y liso si no lo está.

ribosoma: orgánulo esférico compuesto de proteínas y ácido ribonucleico; lugar donde se produce la síntesis de proteínas.
RNA: ácido ribonucleico; molécula compuesta por una secuencia lineal de nucleótidos; puede almacenar información genética; componente de los ribosomas, participa en la síntesis de las proteínas. Contiene el azúcar ribosa.
RNA mensajero (mRNA): RNA producido por la polimerización dirigida por el DNA, en piezas del tamaño adecuado para llevar la información para la síntesis de una o varias proteínas.
rodoplasto: plástido de color rojo, estructura fotosintética rodeada por una membrana de las células de las algas rojas.

simbionte: miembro de una simbiosis.
simbiosis: asociación íntima y duradera entre dos o más organismos de diferentes especies.

tapete microbiano: comunidad de organismos con forma parecida a la de un tapete; precursor vivo de un estromatolito.
tejido: agregación de células similares organizadas en una unidad estructural y funcional; uno de los componentes de los órganos.
tilacoide: membrana fotosintética apilada en capas en el interior de los cloroplastos y bacterias fotosintéticas.
tráquea: tubo conductor de aire.
tricocisto: orgánulo que recubre la parte interna de la superficie en muchos ciliados y en algunos mastigotas; pueden descargarse repentinamente emponzoñando a las presas.
tubulina: proteínas de los microtúbulos; proteínas (alfa y beta tubulina) que constituyen las paredes de los microtúbulos de undulipodios, husos mitótico y meiótico y de las células nerviosas.

undulipodio: cilio o "flagelo" eucariótico; fundamentalmente utilizado para la locomoción y la alimentación.

xilema: tejido vascular de los vegetales a través del cual circula la mayor parte del agua y los minerales desde las raíces hasta las restantes partes de la planta; constituye la madera de árboles y arbustos.

zigospora: estructura multinucleada de gran tamaño y resistencia (espora de resistencia) resultante de la fusión de dos filamentos de hongos con tipos sexuales opuestos.
zigoto: célula o núcleo diploides producidos mediante la fusión de dos células haploides y destinadas a desarrollarse formando un nuevo organismo.

Agradecimientos del glosario

Agradecemos a W. H. Freeman y Co. el permiso otorgado para reproducir definiciones que aparecieron inicialmente en *Five Kingdoms: An Illustrated Guide to de Phyla of Life on Earth* de Lynn Margulis y Karlene W. Schwartz. Copyright © 1982, W. H. Freeman and Company.

Índice alfabético

Acetabularia, 101.
Ácido acético, 33.
– cítrico, ciclo, 62.
– desoxirribonucleico, 2.
– láctico, 33.
– linoleico, 33.
– pirúvico, 31, 62, 77.
– –, transformación, 32.
– ribonucleico, 2.
Actina, 95, 96.
Adenina, 9.
Adenosina, difosfato, 12.
–, monofosfato, 12.
–, trifosfato, 8.
ADP, 12.
Aeróbica estricta, 15.
Agua, formación, 35.
–, hidratación, 22.
Agua mar, 122.
Alga, 5, 85.
– amarillo verdosa, 71.
– azul, 15, 51.
– eucariótica, origen, 86.
–, fósil antiguo, 1.
– gigante, 6.
– marina, 1.
–, origen, 114.
– parda, 6, 71.
–, pigmento fotosintético, 87.
– roja, 71.
– verde, 71.
Almidón, 33, 64.
Aluminio, 21.
Aluminosilicato, 22.
Allium sativum, 6.
Ambiente moderno, 65.
Ameba, 71, 96.
Ameboflagelado, 93, 106.
Amiloplasto, 87.
Amina volátil, 34.
Aminoácido, 10, 34.
Amoníaco, 22, 33.
AMP, 12.
Anaerobia estricta, 14.
Anémona de mar, 5.
Anfibio, 124.
Angstrom, 91.
Animal, cantidad DNA, 101.
– marino, 1.
–, reino, 6.
Anisomicina, 80.
Anopheles quadrimaculatus, 6.
Antecesor forma viviente, 8.
Aparato Golgi, 4.
Arabinosa, 33.
Argón, 22.
Arqueano, eón, 15, 16, 23.
Arterioesclerosis, 75.
Artrópodos, 114.
Asexual, reproducción, 45, 99.
Asociación biológica, 72.
Atmósfera, cambios, 124.
– primaria, 22.
– secundaria, 22.
–, transformación, 55.
ATP, 8, 77.
–, análisis estructura, 12.
–, ciclo Krebs, 62.
–, estructura, 13.
–, fotosistema I, 54.
–, generación, 12.
–, reducción sulfato, 37.
–, respiración aeróbica, 62.
ATPasa, 96.

Aulacantha scohymantha, 103.
Autótrofo, 5.
Ave, 1, 117, 144.
Awramik, Stanley M., 29.
Azufre, 47.

Bacteria ácido láctico, 33.
—, cantidad DNA, 101.
—, división, 74.
— donante, 45.
— fermentadora, 33.
— fijadora nitrógeno, 73.
—, fósil antiguo, 1.
— fotosintética anaeróbica, ruta electrón, 42.
— — roja, 41.
— gemadora, 100.
— primitiva, 14.
— receptora, 45.
— reductora sulfato, 63.
—, reproducción, 45.
— roja, 40.
— — azufre, 40.
—, transferencia DNA, 45.
— verde azufre, 40.
Bacterioclorofila, 40.
Barghoorn, Elso S., 26, 43.
Base nitrogenada, 34.
Bdellovibrio, 79.
Bioquímica, 1.

Cadena transporte electrón, 35.
— trófica fermentadora, 33.
Calcio, carbonato, 122.
—, fosfato, 122.
—, ion, 95.
—, proteína reguladora, 122, 123.
—, regulación, 122.
Cámbrico, paisaje marino, 25.
—, período, 15.
—, registro fósil, 15.
Carbonato cálcico, 59, 122.
— magnesio, 122.
Carbonífero, período, 124.
Carbono, 47.
Carotenoide, 40.
Catalasa, 62.
Catalizador biológico, 10.
Caulerpa, 86.
Caulerpa floridana, 87.
Celenterado, 5.
Celentéreos, 114.
Célula animal, 2.
— bacteriana, 2.
—, cantidad DNA, 101.
—, conexión, 7.
—, desarrollo evolutivo, 1.
— eucariótica, 2, 3, 69.
— —, antigüedad, 4.
— — moderna, 79.
— —, origen por simbiosis, 4.
— —, —. Teorías, 71.
— germinal, 107.
—, movimiento interior.
— organismo multicelular, 120.
— primitiva, 30.
— procariota, 2, 3.
— procariótica, 69.
— —, antigüedad, 125.
—, tipos, 2.
— vegetal, 2.
—, volumen, 118.
Celulosa, 33, 122.
Centriolo, 4, 105, 106.
— largo, 110.
Centrómero, 104.
Cerveza, 33.
Cianobacteria, 15, 51, 52, 54.
—, cantidad DNA, 101.
— cocoidal, 52.
— colonial, fijación nitrógeno, 64.
—, fijación nitrógeno, 34.
— filamentosa, fijación nitrógeno, 64.
—, fósil, 15.
—, fotosíntesis, 54.
—, respiración, 63.
—, ruta electrón exitado luz, 55.
Cicloheximida, 80.
Ciliado, 71, 96.
Cilio, 4, 89.
—, estructura, 90, 91.
Cinetocoro, 104, 108.
Cinetosoma, 91, 105.
Cistos, 69.
Citocromo, 39, 62.
— c, modelo molécula, 38.
—, grupo hemo, 37.
Citoplasma, 73.

Citosina, 9.
Cítrico, ácido, ciclo, 62.
Cleveland, L. R., 110.
Clon, 118.
Cloramfenicol, 80
Clorofícea, 89.
Clorofila, 39.
— a, 54.
Cloroplasto, 2, 87.
Clostridio, 33, 47.
—, metabolismo, 34.
Clostridium, 33, 58.
Cloud, Preston, 58.
Código genético, 10.
Colágeno, 10, 122.
Colcemida, 106.
Colchicina, 105.
Colesterol, 75.
Colonia, 118.
Compuesto orgánico prebiótico, 24.
— —, producción no biológica, 24.
Compuesto prebiótico, 14.
Concha sílice, 122.
Conexión celular, 7.
Conjugación bacteriana, 45.
Continentes, 65.
Coral, arrecifes, 5, 117.
Criptógama, 114.
Crisoplasto, 87.
Cromatina, 3.
Cromoplasto, 87.
Cromosoma, 2, 3, 100, 102, 117.
— homólogo, 108.
—, número diploide, 107.
—, número haploioe, 107.
Cryptozoa, 59.
Cuerpo basal, 91.
— fructífero, 7, 65.
Chase, David, 94.
Chimpancé, 103.
Chlamydomonas, 111, 112, 113, 119.
Chondromyces apiculatus, cuerpo fructífero, 7.

Darwin, 76.
—, punto vista naturaleza, 125.
Desoxirribonucleico, ácido, 2.
Desoxirribosa, 9.
Desulfotomaculum, 35.
Desulfovibrio, 35, 39, 47, 56.
Desulfuromonas, 35.
Diatomea, 71.
Diferenciación, 118.
Difosfato adenosina, 12.
Dillon, L. S., 89.
Dinoflagelado, 5, 6, 71.
Dinosaurio, 17, 114.
Dióxido carbono, 22, 47.
— —, fijación, 41.
División reductiva, 108.
DNA, 2.
—, cantidad en células, 101.
—, — — orgánulos, 101.
—, complementariedad bases, 9.
—, "desentrelazado", 73.
—, importancia, 8.
—, molécula, 8, 9.
— nuclear, 71, 73.
— polimerasa, 44.
—, reparación, 44.
—, replicación, 8, 9, 73.
—, secuencia específica, 9, 10.
Dolomita, 28.
Doolittle, Ford, 88.
Down, síndrome, 109.

Ecología sin oxígeno, 46.
Ediacarense, fauna, 25.
—, fondo marino, 26.
Ediacara, rocas, 25.
Electrón, cadena transporte, 35.
Elemento esencial, 47.
— —, ciclo mundo con oxígeno, 66.
— — — — sin oxígeno, 48.
Elzinga, Joseph, 96.
Embden-Meyerhof, vía, 31.
Energía, necesidad, 12.
Enzima, 10.
— reparador, 44.
— respiratorio, 77.
Equinodermo, 72.
Equiseto, 124.
Era aeróbica, 51.
Eritromicina, 80.
Erizo de mar, 72.
Erosión, 65.
Escherichia coli, 6, 101.
— —, conjugación, 46.
Espermatozoide, 99.
—, sección transversal cola, 90.
Espiroqueta, 92.

Espora, formación, 45.
Esqueleto, 96.
Esteroides, 74, 75, 77, 78, 84.
Estrella de mar, 72.
Estreptomicina, 80.
Estromatolito, 28, 44, 59, 60, 61.
Etanol, 33.
Eucarionte, 2, 3, 69.
—, evidencia fósil, 71.
—, reproducción asexual, 100.
— sin mitocondria, 81.
Euglena, 6, 88.
Euglénido, 5, 110.
Evolución, historia, 1..
— "progresiva", 124.
Evolucionistas, 72.

FAD, 62.
Fagocitosis, 69.
Fanerógama, 114.
Fanerozoico, comienzos, 25.
—, eón, 17.
Fauna cámbrica, fósiles, 28.
— ediacarense, 25, 28, 96.
Feoplasto, 87.
Fermentación, 12, 31, 51.
—, invención, 30.
Ferredoxina, 34, 35, 62.
Fertilización, 107.
Fijación nitrógeno, 33, 34.
— —, proceso industrial, 34.
Fisión, 45.
— binaria, 99, 100.
— múltiple, 100.
Flagelo, 4, 89.
—, estructura, 90, 91.
Flavín-adenín-dinucleótido, 62.
Floema, 117.
Formación Gunflint Iron, 26.
— hierro bandeada, 57, 58.
Fosfato, 47.
— calcio, 122.
— magnesio, 122.
Fosfina, 48.
Fósforo, 47.
Fósil viviente, 8.
Fotofosforilación cíclica, 42.
Fotosíntesis, 12, 40.
— anaeróbica, 51.
—, fase lumínica, 40.
—, — oscura, 41.
Fotosistema I, 54.
— —, producción ATP, 54.
— II, 54.

Gameto, 107.
Garrels, Robert, 59.
Gemación, 45, 99, 100.
Gen, 8.
Genética, información, 10.
Genóforo, 45.
Geología, 1.
Gharagozlou, Iran D., 94.
Gibor, Aharon, 58.
Gimnosperma, 124.
Glaciación, 65.
Glaessner, Martin, 25.
Glucólisis, 32.
Glucosa, 33.
—, transformación, 32.
Goksor, J., 75.
Golgi, aparato, 4, 69, 83, 84, 85.
Gonium sociale, 119.
Guanina, 9.
Gunflint Iron, formación, 26.
— —, microfósiles, 29.
Gusanos, 114.
Gymnodinium, 101.

Hadeano, eón, 15.
Haldane, J. B. S., 24.
Haplopappus ravenii, 103.
Hartman, H, 75.
Helecho, 124.
Hematites, 57, 58.
Hemo, grupo, 37, 38.
Hemoglobina, 10, 38.
Heterocisto, 64.
Heterótrofo, 5.
Hidra verde, 88.
Hidrógeno, 22, 47.
Hidrosfera, 22.
Hierro, 21, 22.
Hipermastigota, 81, 82.
Histona, 76, 107.
Hollande, André, 94.
Homo sapiens, 1, 101.
Hongo, 5.
—, cantidad DNA, 101.
— imperfecto, 113.
—, origen, 114.

Hongo, reino, 6.
Hormona sexual, 75.
Huso mitótico, 105.
— —, disolución, 105.
— —, reformación, 105.

Información genética, 10.
Insecto, 1, 8, 117, 124.

Jaspilita, 57.
Junco, 124.

Krebs, ciclo, 62, 63, 77.

Láctico, ácido, 31, 33.
Lactobacillus, 33.
Lactosa, 33.
Laminaria gigante, 6.
Levadura, 70, 100.
Leguminosa, 73.
—, fijación nitrógeno, 34.
Licopodio, 124.
Lincomicina, 80.
Linoleico, ácido, 33.
Liquen, 5, 72.
Lisosoma, 4.
Luna, 14.
—, antigüedad rocas, 14.
—, solidificación, 15.
Luz ultravioleta, 43.
— —, mecanismo protección, 44.
— —, resistencia anaerobios, 58.

Macrocystis pyrifera, 6.
Macrofeofíceas, 85.
Magnesio, 21, 39.
—, carbonato, 122.
—, fosfato, 122.
Magnetita, 58.
Maíz, 70.
Mamífero, 1, 8, 114.
Mamut, 17.
Manitol, 33.
Manosa, 33.
Marte, 14.
—, atmófera, 14.
—, —. Porcentaje gas, 47,
—, búsqueda vida, 124.
Mastigota, 90, 96.
— tripanosómico, 110.
Mastotermes darwiniensis, 92.
Material genético, 2.
Medusa, 5.
Meiosis, 99, 107, 108.
—, evolución, 109.
Membrana nuclear, 73.
Mercurio, 14.
Mereschkowsky, K. C., 75, 80.
Mesosoma, 73.
Metano, 22, 47.
Metazoos, 124.
Methanobacillus omelianski, 72.
Microbiología, 1.
Microorganismo, 1.
Microscopio electrónico, 2.
Microtúbulo, 90, 91, 95.
Miller, Stanley L., 24.
Mineral silicatado, 22.
Miosina, 95.
Mitocondria, 2, 69, 76, 78.
—, evolución, 78.
—, generación ATP, 77.
—, teoría simbiótica, 79, 80.
Mitosis, 69, 99, 100, 102, 103.
—, procedencia, 107.
Mixobacteria, 7.
Mixotricha paradoxa, 92, 93.
Moho mucoso, 95, 96.
Monera, reino, 6.
Mongolismo, 109.
Monofosfato adenosina, 12.
Montañas, 65.
Motilidad, 43.
— intracelular, 95.
Movilidad, pérdida, 106.
Multicelularidad, 7, 117, 118.
—, célula, 120.
—, evolución, 119, 120.
Mundo antiguo, reconstrucción, 13.
Murciélago, 117.
Mutación, 8, 10, 11.
Mycoplasma gallisepticum, 101.

NAD, 32, 62.
Naturaleza, punto vista Darwin, 125.
Nebulosa solar, 21.
Neomicina, 80.
Neón, 22.
Neurospora, 81.
Nicotinamida-adenín-dinucleótido, 32, 62.
Níquel, 21.
Nitrato, 34.
Nitrogenasa, 34, 35.
Nitrógeno, 22, 47.
—, fijación, 33, 34, 64.
—, — biológica, 34.
—, —. Proceso industrial, 34.
Nitrógeno, gas, 34.
—, molécula, 34.
Núcleo, 73.
— celular, 2.
—, DNA desentrelazado, 73.
— gameto, 107.
—, protección frente oxígeno, 73.
—, origen. Protección frente al oxígeno, 74.
—, — simbiótico, 73, 75.
—, —. Teoría, 73.
Nucleótido, 8.
Nudibraquio marino, 88.

Océano, 65.
Oparin, Alexander I, 24.
Ordovícico, período, 86.
Organismo, diferenciado, origen, 117.
— fotosintético, 39, 40.
— multicelular, 117.
— —, célula, 120.
—, reinos, 5.
Órgano, 117.
Orgánulo, cantidad DNA, 101.
— celular, 2.
Oscillatoria limnetica, 53, 60.
Óvulo, 99.
Oxidación, 35, 36.
Oxígeno, 21, 47.
—, atmósfera, 14.
—, gas tóxico, 51.
—, primeros productores, 51.
—, sumidero, 59.
—, tóxico, 15.
Ozono, capa, 51.

Pandorina morum, 119, 120.
Paramesium, 101.
Pared celular, 122.
Pelochromatium, 5.
Peptidoglucano, 122.
Peroxidasa, 62.
Pez, 1, 144.
Phelomyxa palustris, 81, 84.
Phormidium, 61.
Pickett-Heaps, J., 75.
Pigmento, 39.
— fotosintético alga, 87.
Pinocitosis, 69.
Pirenoide, 112.
Pirúvico, ácido, 31, 77.
—, —. Transformación, 32.
Pisum sativum, 101.
Planta con flor, 1.
Plástido, 69, 84.
—, DNA, 88.
Ponstingl, Herrick, 96.
Porfirina, 37, 39.
—, anillo, 35.
Porphyridium, 88.
Portier, P., 80.
Potasio radiactivo, 21.
Precámbrico, período, 15.
Prefanerozoico, período, 17.
Procarionte, 2, 3, 69.
Prochloron, 89.
Protección frente oxígeno, origen núcleo, teoría, 74.
Proteína, 10.
—, estructura, 10.
— estructural, 10.
— reguladora calcio, 122, 123.
—, secuencia aminoácido, 10.
—, síntesis, 11, 75.
— transportadora, 10.
Proterozoico, eón, 15, 16.
—final eón, 26.
Protista, 71.
Protoctista, cantidad DNA, 101.
—, reino, 6.
Protozoos, 89.
Pterotermes occidentis, 82.
Puromicina, 80.
Pyrsonympha, 83.

Quimioautótrofos, 65.
Quitina, 122.

Radiactividad, calentamiento Tierra, 21.
Radiolario, 122.
Rambler, Mitchell B., 58.
Rana pipiens, 101.
Ranunculus, 101.
Recombinación bacteriana, 45.
Reducción, 35.
Reimer, Thomas, 43.
Reino animal, 5.
– vegetal, 5.
– organismos, 5.
Registro fósil clásico, 17.
Reproducción asexual, 45.
– sexual ventajas, 99.
Reptil, 1, 124,
Respiración, 12.
– aeróbica, 51, 63.
– –, producción ATP, 62.
– oxígeno, 15.
Retículo endoplasmático, 3.
Rhizobium, 34.
Ribitol, 33.
Ribonucleico, ácido, 2.
Ribosa, 9.
Ribosoma, 3, 11.
–, sensibilidad antibiótico, 80.
RNA, 2.
– mensajero, 11.
–, molécula, 9.
– ribosómico, 11.
– transferencia, 11.
mRNA, 11.
rRNA, 11.
tRNA, 11.
Rodofícea, rodoplasto, 89.
Rodoplasto, 87.
–, RNA ribosómico, 88.

Sacarosa, 33.
Saccharomyces cerevisiae, 6.
Schopf, J. Wm, 29.
Selección natural, 8.
Sexo biparental, 69.
–, evolución, 99.
– meiótico, 111.
Sexualidad, 45.
Sífilis, 92.
Sílex, 57, 59.
Silicato, 22.
Sílice, conchas, 122.
–, espinas, 122.
Silicio, 21.
Silicoflagelado, 122.
Simbionte, 4, 72.
Simbiosis, 4, 72.
– hereditaria, 4.
–, origen célula eucariótica, 4.
Sistema metabólico, conservación, 12.
– solar, 13.
– –, formación, 21.
Sodio, ion, 95.
Sol, formación, 21.
Stentor, 111.
Stentor coeruleus, 94.
Streptococcus, 33.
Sueño, enfermedad, 110.
Sulfato, 35, 47.
–, reducción, 36, 51.
Sulfhídrico, 35, 47.
Sulfuro, 35.
– dimetilo, 35.
Superóxido dismutasa, 62.
Symbiodinium, 5.
Symbiodinium microadriaticum, 86.
Synechococcus, 88.

Tapete microbiano, 58, 59.
Termita, 81.
Tetraciclina, 80.
Thiocapsa, 41.
Thode, Henry, 56.
Tierra, atmósfera, 14.
–, –. Porcentaje gas, 47.
–, condiciones adecuadas formación vida, 23.
–, consolidación, 16.
–, cronología histórica, 16.
–, formación, 13, 21.
–, núcleo líquido, 21.
–, origen vida, 14.
–, solidificación, 15.
Tilacoide, 40, 52, 86, 88.
Timina, 9.
Tioestreptina, 80.
To, Lelong, 94.
Torio radiactivo, 21, 22.
Toxicistos, 69.
Treponema pallidum, 92.

Tricocistos, 69.
Trichonympha ampla, 82.
Trichoplax adhaerens, 120, 121.
Tridacna, 88.
Trifosfato adenosina, 8.
Trilobites, 17.
Trypanosoma gambiense, 101.
Tubulina, 91, 95, 105.
— cerebral, 96.
Tyler, Stanley A., 26.

Ulva, 86.
Undulipodio, 69, 89, 105.
—, estructura, 91.
—, teoría simbiótica, 89.
Uracilo, 9.
Uraninita, 56.
Uranio radiactivo, 21, 22.
Urey, Harold C., 24.

Vacuola, 4, 52, 53, 83.
Vegetal, cantidad DNA, 101.
—, reino, 6.
Venus, 14.
—, atmósfera, 14.
—, —. Porcentaje gas, 47.
Vida, característica universal, 8.
Vida, comienzo, 23.
—, origen, 14.
—, requisito evolución, 24.
Vinagre, 33.
Vino, 33.
Vitamina D, 75.
Volvocal, 119.
Volvox aureus, 119, 120.
Vulcanismo, 22.

Walcott, Charles, 59.
Walker, James C. G., 58.
Wallin, I, 80.
Warrawoona, roca sedimentaria, 29.
Whittaker, clasificación cinco reinos, 6.
—, R. H., 6.

Xilema, 117.

Yogur, 33.

Zea mays, 70.
Zigospora, 113.
Zigoto, 107, 120.
— humano, 108.

Programas Educativos, S.A. de C.V.
Calz. de Chabacano No. 65, Local A
Col. Asturias, C.P. 06850, México, D.F.
Fecha: Noviembre - 2000
Empresa Certificada por el
Instituto Mexicano de Normalización
y Certificación, A.C., bajo la Norma
ISO-9002: 1994/NMX-CC-004: 1995
con el No. de Registro RSC-048

Lynn Margulis

El origen de la Célula

EDITORIAL REVERTÉ
www.reverte.com